Untersuchungen über die Temperaturabhängigkeit der Wasseraufnahme ganzer Pflanzen

(Mit besonderer Berücksichtigung der Übergangsreaktionen)

Von

Ernst Rouschal

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien)

(Mit 6 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 13. Juni 1935)

Inhalt.

Einleitung.

Sachs (1860) war es, der als erster den ursächlichen Zusammenhang zwischen Bodenkälte und Welkwerden, respektive Absterben der Pflanzen erkannte. Seine bekannten Beobachtungen an *Cucurbita* und *Nicotiana* sind Beweis dafür, daß niedere Bodentemperaturen die Wasserabsorption der Wurzeln hemmen. Anderseits welkten *Brassica oleracea* und *Brassica napus* auch dann nicht, wenn ihre Wurzeln auf die Temperatur des Eiswassers gebracht wurden. Schon dies ließ vermuten, daß die Wurzeltätigkeit der Pflanzen kälterer Klimate nicht oder nur schwächer beeinträchtigt wird; d. h. also, die Beobachtung an *Cucurbita* und *Nicotiana* ist nicht ohne weiteres zu verallgemeinern. Ehe die Verhältnisse für 0° quantitativ näher studiert wurden, haben Vesque (1878), ferner Kohl (1886) und Eberdt (1889) die Absorptionswerte für verschiedene Temperaturen über 0° gemessen. Sie fanden ein Absinken der Wurzelabsorption, wenn sie die Temperatur erniedrigten. Anschließend befaßte sich Kosaroff (1897) eingehend mit der Frage nach der unteren Temperaturgrenze der Absorptions-

fähigkeit intakter Pflanzen und fand, daß bei *Phaseolus, Pisum* u. a. zwar die Absorption in Wasser von 0° gehemmt, nicht aber vollständig sistiert wird. Erst viel später folgen die Untersuchungen Gavriloffs (1924, 1926), der für Glashauspflanzen und auch *Hedera* das Verhältnis der Wurzelabsorption bei 20° und 0° studierte. 1931 stellte Firbas, von ökologischen Gesichtspunkten geleitet, mit einigen Hochmoorpflanzen Versuche ebenfalls bei 20° und 0° an und kam zu dem Ergebnis, daß die Absorption derselben kaum durch die 0°-Temperatur eingedämmt wird. Es schien ihm dadurch ein wesentliches Kriterium für die Besiedlungsmöglichkeit des kalten Moorbodens durch diese Pflanzen gegeben. Jüngst erschien eine Arbeit Döring's (1935), worin die von Firbas angebahnten Untersuchungen an Hochmoorpflanzen nun auf eine große Anzahl von Pflanzen verschiedenster Standorte ausgedehnt und der Versuch einer ökologischen Deutung der Ergebnisse unternommen wurde.

Im Jahre 1931 hat Herr Prof. v. Faber die Frage der Temperaturabhängigkeit der Wasseraufnahme am Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien auf breiter Grundlage und mit modernen technischen Hilfsmitteln in Bearbeitung genommen. Zunächst stellte auf seine Anregung M. Grill nochmals eingehende Untersuchungen über die Absorptionsverhältnisse bei 20° : 0° an, vor allem an jungen Koniferenbäumchen und vergleichsweise an heimischen Laubhölzern. Sie wird über ihre Ergebnisse selbst berichten.

Die Erscheinung des Temperatureinflusses auf die Absorption wird von den meisten Autoren, zuletzt nochmals von Döring, einer Änderung des Diffusionswiderstandes der lebenden Wurzelzellen zugeschrieben. Das Problem steht daher in Beziehung zur Frage der Temperaturabhängigkeit der Wasserpermeabilität. (Krabbe, 1896; Rysselberghe, 1901; Delf, 1916; Stiles und Jörgenson, 1917; vgl. Zusammenfassung bei Stiles, 1924.)

Diese Autoren finden übereinstimmend, daß die Wasserdurchlässigkeit des Plasmas mit der Temperatur ansteigt. Während Rysselberghe aber eine stufenweise Zunahme der Absorption feststellen zu können glaubte, kamen Delf, Stiles und Jörgenson und auch de Haan (1933) mit verschiedenen Methoden zu dem Ergebnis, daß von 0° bis über 30° die Permeabilität, beziehungsweise Absorption mehr-minder gleichmäßig ansteigt. Doch sind die Befunde über sprunghaften Verlauf insofern von Interesse, als der von Bode (1923) für *Helianthus* gefundene Absorptionsverlauf der intakten Wurzel bei verschiedener Wassertemperatur auch zwischen 10° und 14° einen sprunghaften Anstieg aufweist. Bode arbeitete mit dekapitierten Pflanzen, an deren Sproßstumpf er eine Pumpe anlegte; seine Versuche können daher nicht ohne besondere Prüfung auf vollständig intakte Pflanzen bezogen werden.

Auf Anregung Herrn Prof. v. Faber's begann ich im Frühjahr 1933 die Wasserabsorption intakter Pflanzen bei verschiedenen Wurzeltemperaturen zu untersuchen. Von der Frage der Wasseraufnahme bei 20° und 0° ausgehend, unternahm ich es, diese

quantitativ auch für Temperaturstufen innerhalb dieses Intervalles zu studieren. Die zu beantwortenden Fragen waren ungefähr folgende:

1. Erfolgt die Zunahme der Absorption proportional der Temperaturzunahme oder erfolgt sie sprunghaft, wie es Bode für dekapitierte *Helianthus* und Rysselberghe für *Sambucus*-Markgewebe fanden?

2. Steigt die Absorption nur bis zu einer gewissen Temperaturgrenze an? Wenn ja, welche Lage nimmt diese ein?

3. Bestehen Unterschiede der Kurven verschiedener Pflanzentypen und sind solche ökologisch verwertbar?

Zweck dieser Mitteilung ist es nicht, meine umfangreich gewordenen Versuche darzustellen, sondern physiologische Grundtypen der Temperaturabhängigkeit der Wasseraufnahme herauszuheben, unter besonderer Berücksichtigung der Übergangsreaktionen und der Temperaturnachwirkung. Döring hat in ihrer kürzlich erschienenen Arbeit auch schon der physiologisch bedeutsamen Frage der Überführungsreaktion, d. i. dem Absorptionsverhalten kurz nach dem Temperaturwechsel, ihr Augenmerk zugewandt. Gerade darin stimmt ein Teil meiner Ergebnisse mit den Befunden Döring's aufs beste überein. Ich sehe mich daher veranlaßt, den physiologischen Teil meiner Ergebnisse schon jetzt zu veröffentlichen, während die Frage der Absorption bei abgestuften Temperaturen und ihre ökologische Bedeutung hier nur angeschnitten und ausführlich erst in einer zweiten Arbeit behandelt werden soll.

I. Methodik.

Potometrische Bestimmungen der Wasseraufnahme in ihrer Abhängigkeit von der Wurzeltemperatur werden in herkömmlicher Weise folgendermaßen vorgenommen. Nach einer größeren Anzahl von Ablesungen in Abständen von z. B. 5 Minuten bei Zimmertemperatur werden die Potometer in Eis gepackt, die Temperaturangleichung abgewartet (weil sonst als Wasserthermometer funktionierend; vgl. Montfort, 1922) und erst bei völliger Konstanz derselben die Ablesungen in Kaltwasser wieder aufgenommen. Die Konstanz der Temperatur des schmelzenden Eises ist relativ leicht zu erhalten, wenn man, wie Firbas und Döring, Thermosflaschen verwendet.

Die technische Aufgabe war nun, die Temperaturkonstanz außer für Zimmertemperatur und 0° auch für alle übrigen Temperaturstufen zu erzielen.

Als Herr Prof. v. Faber das Problem der Temperaturabhängigkeit der Wasseraufnahme an unserem Institut in Angriff nahm, schuf er folgende technische Voraussetzungen.

Zur Konstanterhaltung der Potometertemperaturen wurde eine Kältemaschine aus den Mitteln der Deutschen Notgemeinschaft angekauft. Ein kurze Beschreibung und die schematische Darstellung der Fig. 1 mögen diese Apparatur veranschaulichen.

Das im Verdampfer *R* verdampfte Kältemedium (H_2SO_3) wird durch die hohle Welle *W* in den Kompressor, der vom Kondensator *C* hermetisch eingeschlossen ist, eingesaugt, dort komprimiert und in den Kondensator gedrückt, wo es sich verflüssigt. Die flüssige H_2SO_3 wird wieder in den Verdampfer rückgeleitet, wo sie neuerlich verdampft und die dazu nötige Wärme der den Verdampfer umgebenden $CaCl_2$-Sole entzieht, d. h. die Sole abkühlt. Die Innenmaße der

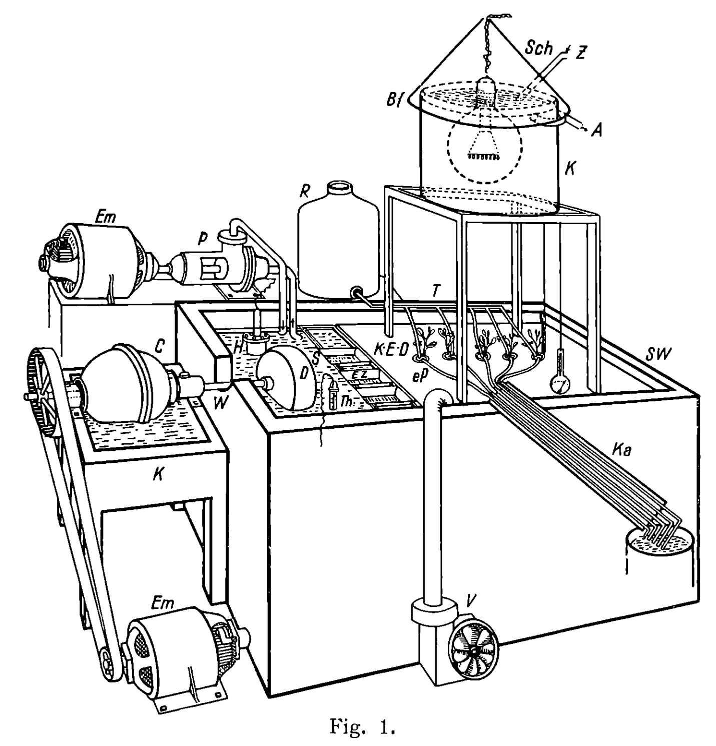


Fig. 1.

A = Abfluß des Kühlwassers, *B* = Beleuchtungsanlage, *C* = Kondensator, *D* = Verdampfer, *EZ* = Eiszellen, *EM* = Elektromotor, *H* = Heizkörper, *Ka* = Kapillaren, *K* = Kühler, *KED* = Kork-Eternit-Deckel, *eP* = Potometer, in die Sole eingesenkt, *Pu* = Pumpe, *R* = Wasserreservoir, *S* = Sole, *SW* = Solewanne, *T* = Verteiler, *Th* = Kontaktthermometer, *V* = Ventilator, *W* = hohle Welle, *Z* = Zufluß des Kühlwassers.

Solewanne betragen $1 \cdot 50 \times 0 \cdot 50 \times 0 \cdot 50$ *m* [(das entspricht einem Fassungsvermögen von 375 *l*). Die Temperatureinstellung erfolgt automatisch durch Kontaktthermometer und Relais und ist auf jeder beliebigen Stufe bis —25° dauernd konstant zu halten. Der Antrieb erfolgt durch einen Elektromotor. Nähere Beschreibung der Apparatur findet sich in: Deutsche Export-Revue (Berlin). Nachdem die Apparatur von der Firma Gellert aufgestellt war, erwies sich eine weitere Ausgestaltung derselben für unsere Zwecke notwendig: 1. mußte die Sole möglichst rasch wieder erwärmt werden können. Dafür kam ein Elektroheizkörper zur Verwendung, der, in einen Eisenmantel

eingeschlossen, direkt in die Sole eingehängt wurde. 2. Ergaben sich in dem großen Solebecken unliebsame Temperaturschichtungen. Diesem Übelstand konnte durch eine Pumpenanlage abgeholfen werden (Vogelpumpe, 1·6 *m* Hub, 26 *l*/Min. Förderung), deren Ansaug- und Abflußrohr diametral in die Solewanne mündeten. Sie durchmischte während der Versuche die Sole ständig. So wurde eine Temperaturkonstanz auf ± 0·15° erzielt. 3. Die freie Oberfläche der Sole wurde zum Großteil von einem Kork-Eternit-Deckel abgeschlossen, der die Kältestrahlung der Sole abschirmte. In ihm sind Bohrungen zum Einhängen der Potometer angebracht. Auf dem Deckel ruht auch das Traggestell des Beleuchtungskörpers. Seitlich des Deckels ist noch genügend freier Raum zum Einhängen des Kontaktthermometers, des Heizkörpers und der Blechzellen, in denen Wasser vorgekühlt, beziehungsweise gefrieren lassen werden konnte.

Für die Konstanterhaltung der übrigen Außenfaktoren (Licht, Lufttemperatur, Luftfeuchtigkeit) war ebenfalls hinreichend gesorgt. Die Versuche wurden in einer Dunkelkammer angestellt. Als Lichtquellen kamen zwei 1500 Watt-Osram-Nicralampen zur Verwendung, deren eine direkt über dem Solebecken angebracht war (vgl. Fig. 1), die zweite auf gleiche Art über einem Tisch 75 *cm* vom Becken entfernt. Unter dieser konnten die meisten Untersuchungen bei Zimmertemperatur und auch bei 15° und 10° vorgenommen werden, wogegen die Konstanterhaltung bei tieferen Temperaturen eben schwerer war und daher die Einsenkung der Potometer in die Sole nötig war. Der Abstand der Lampen von den Potometern betrug 70 *cm*. Zur Absorption der Wärmestrahlung der Lampen wurden diese bis zur Fassung in runde Glaswannen eingehängt, die von Leitungswasser durchströmt waren. Die Luft erfuhr auf diese Weise auch im näheren Bereich der Lampen keine Temperaturerhöhung. Nach oben waren die Lampen durch weißen Karton abgeschirmt, der den Großteil des Lichtes rückstrahlte. Die Belichtung entsprach nach meinen Messungen mit einem Graukeilphotometer ungefähr der Helligkeit eines wolkenlosen Augusttages, 5^h nachmittags, an der Nordseite der Universität. Die Lufttemperatur wurde durch elektrische Heizung, die durch Luftkontaktthermometer und Relais geschaltet wurde, gleichmäßig hoch gehalten. Die Temperaturablesungen wurden in gleichen Zeitabständen wie die Absorptionsablesungen vorgenommen. Die Temperaturschwankungen betrugen während eines Versuches durchschnittlich nur $^3/_{10}$—$^5/_{10}$° Über der Solewanne ergab sich allerdings ein Kaltluftsee, der aber durch einen Ventilator zum Großteil abgesaugt werden konnte. Wie vergleichende Evaporationsbestimmungen über der Wanne und außerhalb derselben zeigten, spielte die restliche Temperaturdifferenz für die Verdunstungskraft kaum eine Rolle. Bei den zahlreichen Versuchen, die nur unter der erwähnten zweiten Lampe stattfanden, war Lufttemperatur und Luftfeuchtigkeit von vornherein konstant. In der Ecke des Versuchsraumes (7 *m* von der Apparatur entfernt) wurde ein Taifunventilator eingebaut, der die kühle Bodenluft ansog und durch einen Schacht

zur Decke blies. Durch die Elektroheizung und diesen Ventilator war die Konstanz der Lufttemperatur zu erzielen. Die relative Luftfeuchtigkeit wurde auch immer gleichzeitig mit der Absorption an einem Polymeter abgelesen. Die Schwankungsbreite war während eines Versuches 2 bis 3%.[1]

Nun zur Versuchsanstellung im einzelnen. Mit dieser gesamten Apparatur war nun erreicht, daß einerseits die Wassertemperatur variiert und auf jeder beliebigen Stufe konstant erhalten werden konnte; daß anderseits die die Wasserabgabe bestimmenden Faktoren um den Sproß dabei genau konstant blieben. Vorversuche beim Temperatursprung von 20° auf 0° wurden in der oben genannten herkömmlichen Art durchgeführt. Die Potometer kamen in Eispackungen (Platz 2) oder direkt in die Sole (Platz 1). Für große Potometer, wie sie schon Frl. Grill für die Untersuchung von Bäumchen verwendet hatte, waren 1 bis 1½ Stunden zur vollständigen Angleichung der Temperatur erforderlich. Für 100 *cm*³ große Potometer, wie ich sie weiterhin am häufigsten benützte, waren 35 bis 40 Minuten nötig. Es hat sich im Laufe der Untersuchungen notwendig erwiesen, diese zur Temperaturangleichung nötige Zeit, im folgenden als Zwischenzeit bezeichnet, möglichst einzuschränken, d. h. die Ablesungen schon möglichst bald nach dem Übertragen in Kaltwasser wieder beginnen zu können. Gerade ein früher Beginn derselben war die Voraussetzung für die wichtigsten Neubeobachtungen, über die ich in den nächsten Abschnitten berichten werde. Für die Abkürzung der Zwischenzeit stehen uns zwei Wege offen.

1. Man wählt die Potometergefäße so klein, daß die Temperaturangleichung an die Außentemperatur schon binnen wenigen Minuten erfolgt. Diese Methode, die auch jüngst Döring beim Studium der Übergangsreaktion anwendete, hat den großen Vorteil des einfachen und raschesten Hantierens. Doch können nur verhältnismäßig kleine Pflanzen so geprüft werden. Die Absorption solcher ist gering, die Ablesefehler fallen stärker ins Gewicht. Ferner besteht auch die Gefahr, daß sich bei längeren Versuchen Sauerstoffmangel geltend macht. (Bei Döring fiel dieses Moment weg, da sie mit kleinen Potometern nur die Übergangsreaktion studierte.) Die kleinste von mir verwendete Potometertype war 10 bis 15 *cm*³ groß.

2. Man verwendet beliebig große Potometer mit Wasseraustauschmöglichkeit. Schon Brieger (1929) benützte beim Studium der Übergangsreaktion der Wasseraufnahme bei Überführung der Pflanzen von Wasser in ein Osmotikum oder umgekehrt, Potometer, die es ermöglichten, den Inhalt binnen kürzester Zeit auszutauschen, ohne daß die gut eingedichteten Pflanzen herausgenommen werden mußten. Bei der Kompliziertheit solcher Potometer hätte sich aber eine größere Zahl von Parallelversuchen nur schwer ausführen lassen, denn ich mußte ja in meinen Versuchen überdies die Potometer in ein anders temperiertes Wasserbad übertragen.

Es gelang mir, denselben Erfolg auch schon durch einige kleine Abänderungen des herkömmlichen Potometers zu erzielen. Zur Erläuterung diene Fig. 2. Es wurde statt eines Trichters als Wasserreservoir eine große, höherstehende, tubulierte Flasche verwendet (in der Skizze kleiner gezeichnet) und an diese mittels eines Verteilers (vgl. Fig. 1, *T*) mehrere Potometer gleichzeitig angeschlossen. Die maximale Anzahl der Parallelversuche, die ich durchführte, waren 5 + 1 Kontrollversuch. Das Zuleitungsrohr *Z*, das beim gewöhnlichen Potometer mit dem unteren Ende des Gummistopfens endet, wurde nun bis zum Boden des Potometergefäßes weitergeführt. Als Abflußleitung dient der Kapillaranschluß *Ka*, der während des Durchfließens von der Kapillare abgenommen wird. Das Wasser strömt nun beim Öffnen des Quetschhahnes *Q* aus dem Reservoir in das Potometer ein, durchströmt dieses von unten nach oben zu vollständig. Die Pfeile in der Skizze geben die Richtung des Wasserstromes an. Auf diese Weise ist es möglich, schon binnen 10 Minuten irgendeine

---

[1] Dagegen war die Luftfeuchtigkeit in verschiedenen Versuchsreihen zum Teil stark verschieden. Sie stieg im Sommer und Herbst mitunter über 60% an und sank im Winter und Frühjahr bis auf 35% ab; ein Vergleich von Sommer- und Winterversuchen ist in meiner Arbeit nicht beabsichtigt.

beliebige Tieftemperatur über 0° herzustellen. Es muß aber beim Abkühlen etwas unterkühltes, beim Wiedererwärmen etwas höher temperiertes Wasser angewendet werden, als die gewünschte Temperatur betragen sollte.

Bei Abkühlung auf 0° kann natürlich kein unterkühltes Wasser verwendet werden. Die letzte Angleichung von 1 bis $1^1/_2$° ist somit wieder nur durch Temperatur-

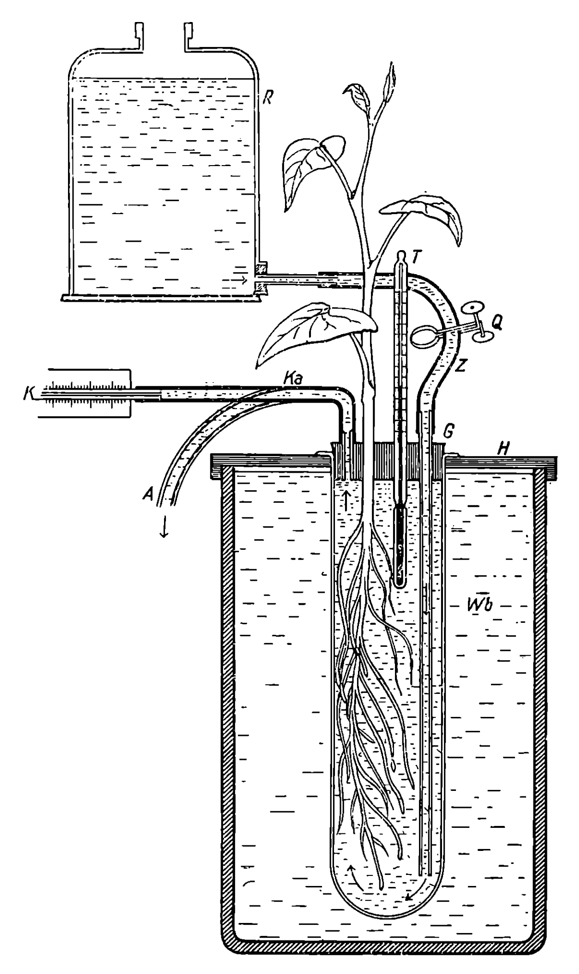


Fig. 2. Großes Potometer mit Wasseraustauschmöglichkeit.
A = Ausfluß, G = Gummistopfen, H = Holzbrettchen mit Bohrung für Potometer, K = Kapillare, Ka = Kapillaranschluß, Q = Quetschhahn, R = Wasserreservoir, T = Thermometer, Wb = Wasserbad (beziehungsweise Sole).

ausgleich Wasserbad (Sole)—Potometer nach Drosselung der Wasserzufuhr möglich. So konnte die Ablesung bei 0° erst etwas später beginnen.

Die Versuchspflanzen. Besonders große Sorgfalt legte ich darauf, gesundes Pflanzenmaterial für die Untersuchungen zu erhalten. Bei der Heranzucht der Pflanzen waren vor allem zwei Punkte zu beachten: 1. mußten die Wurzeln den Aufenthalt im Wasser vertragen (an trockenes Substrat gewöhnte faulen im Wasser vielfach leicht); 2. durften die Wurzeln nicht beschädigt sein. Pflanzen, die erst kurz vor

den Versuchen dem Boden entnommen werden, sind ganz und gar ungeeignet. Daher zog ich mir die Pflanzen auf folgende Art heran. Krautige Pflanzen, so vor allem *Phaseolus*, kultivierte ich immer in Wasser (meist Knop'sche Nährlösung, die nachher durch Leitungswasser ersetzt wurde). Am besten eigneten sich für die Untersuchungen die im Freiland aufgestellten Kulturen. Eine Anzahl anderer Pflanzen, so vor allem die immergrünen, wurden in engen Glasröhren (vgl. Renner, 1929) in ziemlich nassen Sand gesteckt. Nur die *Nerium*-Ableger wurden direkt in Wasser eingestellt. Die Bäumchen stammten aus dem Versuchsgarten der Hochschule für Bodenkultur.[1] Ich grub sie im März 1934 vor dem Austrieb vorsichtig aus, beschnitt verwundete Wurzeln und stellte sie eingetopft im Freiland auf. Für gute Durchfeuchtung des Bodens wurde durch tägliches Begießen gesorgt. Als ich sie dann im Sommer für die Untersuchungen verwendete, waren sie reich bewurzelt und die Wunden gut verheilt. Eine Woche vor den Versuchen wurden die Pflanzen zunächst samt den Töpfen in Wasser eingestellt, dann vorsichtig abgespült und von der Erde befreit, in reinem Wasser bis zu den Versuchen belassen. Die Pflanzen wurden jeweils am Abend vor dem Versuchstag in die Dunkelkammer gebracht, wo sie bis zum Morgen in großen Wassergefäßen stehen blieben. Erst dann wurden sie mit Gummistopfen und einem Gemisch von Bienenwachs-Paraffin-Paraffinöl vollkommen luft- und wasserdicht in die Potometer eingefügt.

II. Die Wasseraufnahme bei konstanter Wurzeltemperatur.

Wie verläuft die Wasseraufnahme bei Zimmertemperatur? Es mußte vor allem geprüft werden, ob bei Konstanz aller wesentlichen Außenfaktoren (also Luft- und Wassertemperatur, Luftfeuchtigkeit und Licht) die zeitliche Wasserabsorption der Wurzeln durch mehrere Stunden konstant bleibt oder von selbst sich ändert. Nur wenn der Verlauf bekannt ist, können Änderungen der Absorption nach Überführung der Wurzeln in Wasser von anderer Temperatur eindeutig auf diese Temperaturänderung zurückgeführt werden.

Versuche bei konstanter Wurzeltemperatur ergaben tatsächlich in vielen Fällen durch mehrere Stunden konstante Wasseraufnahme. Anderseits treten uns auch Objekte entgegen, deren Absorption bei mehrstündiger Versuchsdauer deutlich absinkt. Schon Firbas erwähnt diese Erscheinung. Ebenso liefern Grill's (noch nicht veröffentlichte) Untersuchungen eine Reihe schöner Beispiele. So fand sie z. B. für *Fagus silvatica* bei 20° Wassertemperatur während achtstündiger Versuchsdauer volle Konstanz der Absorption. *Tilia grandifolia* wies dagegen folgenden Verlauf auf: 9^h 30 119 *mm*, 15^h 30 25 *mm*, 16^h 15 39 *mm*, 18^h 55 *mm*/5 Min. Döring führt neben den normalen Absorptionsversuchen Vergleichsversuche aus und zieht den Absorptionsabfall, der sich während der Versuchsdauer für die Kontrollpflanzen ergibt, von den erhaltenen Hemmungswerten ab, ein Vorgehen, dem ich mich nicht ohne weiteres anschließen möchte.

Ich habe zunächst Vorversuche zur Überprüfung dieser Frage angestellt und späterhin jeweils eine Kontrollpflanze bei den Versuchsreihen ohne Abkühlung der Wurzeln weiter beobachtet. Auch ich konnte bei manchen Pflanzen eine konstante, bei anderen eine abfallende Absorption feststellen. Nachstehend einige Beispiele für beide Typen.

---

[1] Für die Überlassung sage ich Herrn Prof. Schreiber meinen besten Dank.

Tabelle 1. **Phaseolus vulgaris** (Versuch 16); 22. VI. 1933.

Wasserkultur aus dem Glashaus; seit Vorabend in der Dunkelkammer.

Z. = Zeit, Wt. = Wassertemperatur, Abs. = Absorption (= Vorrücken des Meniskus in *mm*/5 Min.), LT. = Lufttemperatur, LF. = Luftfeuchtigkeit.

Z.	WT.	Abs. in *mm*	LT.	LF.
10^{05}	20°	—	21·6°	49·5$^0/_0$
10^{10}	20	54	21·7	49·5
10^{15}	20·1	54	21·6	49·5
10^{20}	20·1	58	21·8	49·5
10^{25}	20·2	43	21·7	49·5
10^{30}	20·2	50	21·8	49·5
10^{35}	20·2	49	21·9	49·5
10^{40}	20·2	49	21·9	49·5
10^{45}	20·2	48·5	21·9	49·5
10^{50}	20·2	48·6	21·9	49·5
10^{55}	20·3	—	21·9	49
11^{00}	20·3	51	22	48
11^{05}	20·3	59	21·9	48
11^{10}	20·3	59	21·9	48
11^{15}	20·3	61	21·9	48
11^{20}	20·3	57	21·8	48
11^{25}	20·3	57	21·8	48
11^{30}	20·3	46	21·8	48·5
11^{35}	20·3	52	21·8	48
11^{40}	20·3	—	21·8	48
12^{25}	20·4	52·6	21·8	50
12^{30}	20·4	57	21	50
12^{35}	20·4	50	21·2	50
12^{40}	20·4	50	21·2	50
12^{45}	20·4	50	21·4	50
13^{10}	20·4	—	21·5	55
13^{15}	20·4	62	21·4	55
13^{20}	20·4	58	21·3	55
13^{25}	20·4	61	21·3	55
13^{30}	20·4	46	21·3	55
13^{35}	20·4	59	21·3	55

Z.	WT.	Abs. in *mm*	LT.	LF.
13^{40}	20·4°	47	21·2°	55$^0/_0$
13^{45}	20·4	51	21·2	55
13^{50}	20·4	51	21·1	55
13^{55}	20·4	—	21·2	55
14^{00}	20·4	52	21·1	56
14^{05}	20·4	55	21·1	56
14^{10}	20·4	55	21·1	56
14^{15}	20·4	54	21	56
14^{20}	20·4	54	21	56
14^{25}	20·4	60	21	56·5
14^{30}	20·4	53	21	56·5
14^{35}	20·4	53	21	56·5
14^{40}	20·4	47	21	56·5
14^{45}	20·4	—	21	56·5
14^{50}	20·4	66	21·8	56·5
14^{55}	20·4	55	22	56
15^{00}	20·4	50	22	55·5
15^{05}	20·4	60	22·1	55·5
15^{10}	20·4	47	22·1	55·5
15^{15}	20·4	59	22·1	55·5
Mittel: **54·5** *mm*				
17^{30}	20·7	—	22	54
17^{35}	20·7	42	22	54
17^{40}	20·7	58	22	54
17^{45}	20·7	43	22	54
17^{50}	20·7	53	22	54
17^{55}	20·7	43	22	54
18^{00}	20·7	44	22	54
Mittel: **47·3** *mm*				

Man sieht, daß die Aufnahme durch volle 5 Stunden auf sehr gleichmäßiger Höhe bleibt. Auch nach 7 Stunden ist sie bloß auf 47·3, d. i. um 13·2$^0/_0$ von 54·3 *mm* abgesunken.

Ähnlich gestalten sich die Verhältnisse auch z. B. bei *Fraxinus excelsior*, von der hier nur Mittelwerte angeführt sind.

Tabelle 2. **Fraxinus excelsior** (Versuch 6); 18. XI. 1934.

Konstanzprobe während eines Versuches. WT. = 20°, LT. = 19·7°, LF. = 65$^0/_0$.

9^{50}—10^{20}	136 *mm* mittl. Abs.
10^{40}—11^{35}	139·2
11^{50}—12^{15}	141·4

Deutlicher Abfall zeigt sich dagegen bei *Evonymus japonica.*

Tabelle 3. **Evonymus japonica** (Versuch 20); 13. IX. 1934.

Eingetopfter Steckling aus Freiland, in Wasser überführt.

Z.	WT.	Abs. in *mm*	LT.	LF.	Z.	WT.	Abs. in *mm*	LT.	LF.
9^{50}	20·6°	—	20·2°	58%	11^{25}	20·3°	19	20·4°	58%
9^{55}	20·6	27	20·2	58	11^{30}	20·3	19	20·4	58
10^{00}	20·6	25	20·2	57	11^{35}	20·3	19	20·4	58
10^{05}	20·6	24	20·2	57	11^{40}	20·3	17	20·4	58
10^{10}	20·6	25	20·4	57	11^{45}	20·3	19	20·4	58
10^{15}	20·6	22	20·4	57	11^{50}	20·3	19	20·4	58
10^{20}	20·6	22	20·4	57	11^{55}	20·3	18	20·4	58
10^{25}	20·6	22	20·4	57	12^{00}	20·3	19	20·4	58
10^{30}	20·6	22	20·4	57	Mittel: **18·8** = 84·2% v. 23·3				
Mittel: **23·3**					12^{20}	20	17	20·5	57
11^{00}	20·3	18	20·5	58	12^{25}	20	18	20·5	57
11^{05}	20·3	19	20·5	58	12^{30}	20	17	20·5	57
11^{10}	20·3	21	20·5	58	12^{35}	20	16	20·5	57
11^{15}	20·3	19	20·5	58	12^{40}	20	16	20·5	57
12^{20}	20·3	19	20·5	58	Mittel: **16·8** = 72·1% v. 23·3				

Hier ergibt sich also schon nach 2 Stunden ein Absinken der Absorptionswerte um 27·9%.

Im übrigen ist aber nicht zu erwarten, daß die Konstanz oder Inkonstanz der Aufnahme bestimmten Pflanzenarten ständig eigen ist, sondern sie ist wahrscheinlich durch irgendwelche Stimmungen bedingt. Dafür sprechen mir vor allem z. B. die Versuche mit *Evonymus jap.* 9: dasselbe Exemplar wies am ersten Tag Abfall, an den folgenden Tagen aber Anstieg, respektive Konstanz der Absorption auf. Schon aus diesem Grund scheint mir die Berechnung der »absoluten Empfindlichkeit« Döring's nicht ganz einwandfrei.

Tabelle 4. **Evonymus japonica** (Versuch 9); 9. bis 11. VII. 1934.

Kultur wie *Ev. jap.* 20.

9. VII.: WT = 21·3°, LT. = 22·9°, LF. = 47%.

13^{25}—14^{15}........15 *mm*/5 Min. mittl. Abs.
14^{30}—15^{45}.. ....13·2 *mm*/5
16^{05}—16^{50}........12·8 *mm*/5 = 14·6% Abfall.

10. VII.: WT. = 21·5°, LT. = 23·3°, LF. = 47%.

13^{40}—14^{00}.. ..18·2 *mm*/5 Min. mittl. Abs.
15^{00}—16^{00}.. ....22·1 *mm*/5 = 21·4% Anstieg.
16^{20}—17^{30}........21·3 *mm*/5 = 17% Anstieg.

11. VII.: WT. = 22°, LT. = 23°, LF. = 48%.

13^{50}—14^{35}.. ..21·5 *mm*/5 Min. mittl. Abs.
14^{55}—15^{45}.. .24·7 *mm*/5 = 14·9% Anstieg.
16^{00}—16^{35}. ..21·7 *mm*/5

Objekte des ersten Typus, die konstante Aufnahme bewahren, sind offenbar für Temperaturversuche am besten geeignet. Eine Änderung der Aufnahme im Überführungsversuch läßt sich dort eindeutig auf die Änderung der Wurzeltemperatur beziehen. Von Wichtigkeit war die Kenntnis der Konstanz oder Inkonstanz besonders auch zur Deutung der später (im Abschnitt V) zu besprechenden Reversibilitätsversuche, worin die Absorption nach Abkühlung und Wiedererwärmung der Wurzeln geprüft wurde. Ich habe vor allem Pflanzen für die Untersuchungen gewählt, für die mir Konstanzversuche vorlagen. Verwendete ich Pflanzen vom zweiten Typus, deren Aufnahme nach längerer Zeit von selbst absank, so wurde im Abkühlungsversuch die Versuchsdauer entsprechend kurz gewählt.

III. Die Übergangsreaktion Warm—Kalt.

Nach diesen Vorversuchen über die Konstanz der Wasseraufnahme in der Wärme konnte nun an die Untersuchung der Absorptionsverhältnisse bei Änderung der Wurzeltemperatur gegangen werden.

Daß die Wasseraufnahme in Kaltwasser geringer ist, ist bekannt. Quantitative Vergleichswerte liegen vor von Kosaroff, der bei *Phaseolus* die Wasseraufnahme bei 0° gegen 20° um 25% gehemmt fand. Später stellte Gavriloff Hemmungen der Absorption an einer Reihe von Glashauspflanzen und *Hedera helix* fest. Firbas veröffentlichte 1931 seine Befunde der Temperaturabhängigkeit der Wasseraufnahme bei einigen Hochmoorpflanzen. Auf breitester Basis hat, wie aus der kürzlich erschienenen Arbeit zu ersehen ist, Döring ihre Untersuchungen ausgeführt. Zahlreiche solche Hemmungswerte waren auch von Frl. Grill ermittelt worden. Auch ich begnügte mich in der ersten Zeit, solche Werte zu ermitteln.

Die alte Versuchsanordnung, wobei die Temperaturangleichung abgewartet wurde, gestattete in der Regel erst nach 1 bis 2 Stunden die Messungen in der Kälte wieder aufzunehmen.

Unerwartet und wesentlich neu war nun, daß nach kürzerer Zwischenzeit, wie sie auch vor der Benützung der Austauschpotometer für kleinere Typen erreichbar war, die Absorption noch absinkt. Diese Beobachtung hat nahegelegt, die Zwischenzeit weiterhin zu verkürzen und die Ablesungen in Kaltwasser möglichst bald wieder aufzunehmen. Dabei fand sich zu meiner Überraschung, daß die Absorption nach dem Überführen des Wurzelsystems in Kaltwasser bei den ersten Ablesungen bisweilen noch relativ hoch war, sodann allmählich abfiel und sich erst später auf ein konstantes Niveau einstellte.

Es gelang mir, ein Objekt zu finden, bei dem diese Erscheinung besonders klar ins Auge trat: *Polygonum sachalinense*. Ich sehe von der Mitteilung meiner Beobachtungen an den vorher unter-

suchten Objekten hier ab und wähle diese Art als Musterbeispiel. Sie wies nämlich eine sehr langsame Angleichung der Absorption auf, so daß es zum Studium dieser Erscheinung besonders günstig war. Die ermittelten Werte der Kältehemmung geben folgende Tabellen wieder.

Tabelle 5.

Polygonum sachalinense (Versuch 1 bis 4); 14. VII. 1933.

Junge Ausläufer, mehrere Wochen in Töpfen, dann acht Tage in Wasserkultur im Kalthaus; dort viele neue Wurzeln getrieben. Mittelgroße Potometer, langsame Temperaturangleichung. Am Vorabend des Versuchstages in die Dunkelkammer gebracht.

Z. = Zeit, WT. = Wassertemperatur, LT. = Lufttemperatur, LF. = Luftfeuchtigkeit.

Z.	WT.	Absorption in *mm*				LT.	LF.
		Nr. 1	2	3	4		
9^{15}	**21·5°**	—	—	—	—	23·2°	46%
9^{20}	21·5	128	—	269	90	23·2	46·5
9^{25}	21·5	128	182	307	99	23·4	46·5
9^{30}	21·5	122	189	—	98	23·4	46·5
9^{35}	21·5	121	—	311	103	23·4	46
9^{40}	21·5	117	182	313	102	22·3	47
9^{45}	21·5	119	193	—	105	22·3	46
9^{50}	21·5	—	185	333	96	22·3	46
	mittl. Abs. =	122·5	186·2	306·6	99 *mm*/5 Min.		
Hierauf in 0·6° überführt. Nach *35 Min. Zwischenzeit* (= Zwz.) ergibt sich die Absorption mit							
10^{30}	0·8	—	—	—	—	22·9	48
10^{35}	0·7	86	128	—	—	22·9	48
10^{40}	0·7	81	124	—	—	23	48
10^{45}	**0·5**	73	128	—	87	23	48
10^{50}	0·5	38	—	—	71	22·9	48
10^{55}	0·5	41	73	—	65	23	48
11^{00}	0·5	43	76	—	64	23	48
11^{05}	0·5	39	69	—	55	23	46·5
11^{10}	0·5	34	51	184	40	23	47
11^{15}	0·5	32	44	180	34	23·1	47
11^{20}	0·5	—	45	173	31	23·2	47
11^{25}	0·5	21	41	—	27	23·5	47
11^{30}	0·5	20	37	—	27	23·5	47
11^{35}	0·5	20	37	102	25	23·5	47
12^{10}	0·6	—	—	—	—	23·1	46
12^{15}	0·6	—	21	92	15	23·1	46
12^{20}	0·7	—	20	76	14	23·2	46
12^{25}	0·7	21	21	83	16	23·1	56
12^{30}	0·7	21	19	70	13	23·1	46
12^{35}	0·7	—	20	78	17	23·1	46
12^{40}	0·7	19	—	—	—	23·1	46

In Fig. 3 sind die Ergebnisse graphisch dargestellt.

(In Fig. 4 sind auf der 0-Ordinate nicht die Mittelwerte, sondern die Endwerte der vorherigen 20°-Messungen eingetragen.)

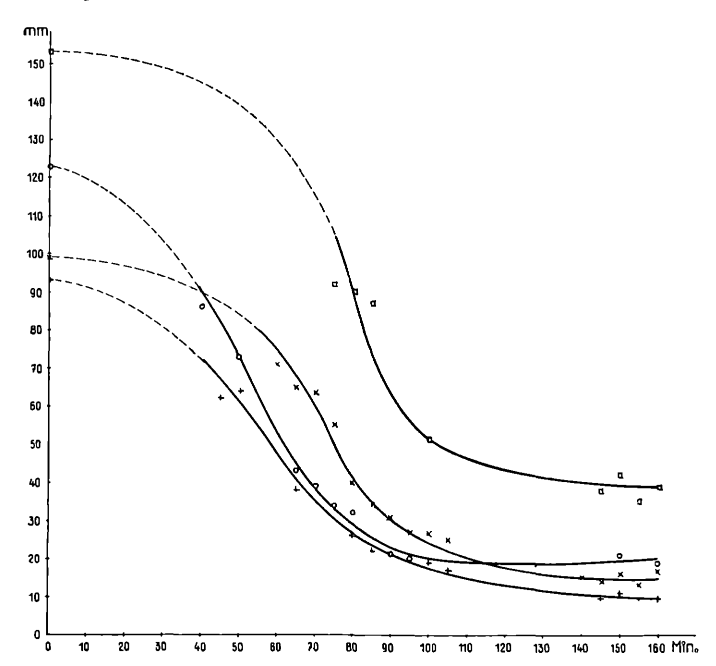


Fig. 3. *Polygonum sachalinense;* Absorptionsabfall bei 0°.
o = Vers. 1, + = Vers. 2, □ = Vers. 3, × = Vers. 4 (2 und 3 auf $^1/_2$ reduziert). Die Werte auf der Null-Ordinate = Abs.-Mittelwerte bei 21·5°, – – – = Zwz., —— = Abs. bei 0°.

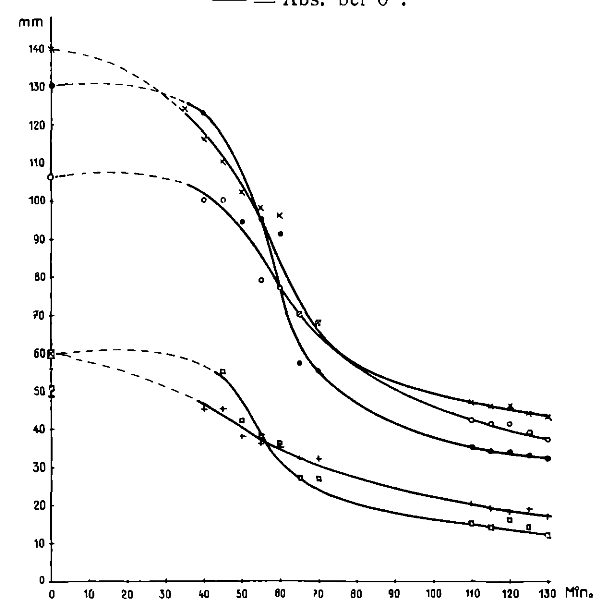


Fig. 4. *Polygonum sachalinense;* Absorptionsabfall bei 0°.
● = Vers. 13, o = Vers. 14, × = Vers. 15, □ = Vers. 16, + = Vers. 17 (Erklärung vgl. Fig. 3).

Tabelle 6.

Polygonum sachalinense (Versuch 13 bis 17); 18. VII. 1934.

Kultur wie obige Pflanzen (1—4). Große Potometer mit Austauschmöglichkeit. Kontrollpflanze zuerst leichten Anstieg, dann konstant. Am Vorabend des Versuchstages in die Dunkelkammer gebracht.

Z.	WT.	Nr. 13	14	15	16	17	LT.	LF.
		in *mm*						
Abs.-Mittelwert (während 35 Min.) bei								
	22°	107·9	108·4	140	51	55·6	24·1°	52%
hierauf in Kaltwasser überführt. *Zwz. = 30 Min.*, dann Abs./5 Min.								
9^{30}	**−0·3**	—	—	—	—	—	22·5	52
9^{35}	−0·4	111	132	123	—	49	22·5	52
9^{40}	−0·4	100	123	116	57	45	22·5	52
9^{45}	−0·3	100	117	100	55	45	22·5	52
9^{50}	−0·3	82	94	92	42	38	22·5	52
9^{55}	−0·5	79	95	88	38	36	22·7	52
10^{00}	−0·5	68·5	66·5	68·5	27	32	22·7	52
10^{05}	−0·5	68·5	66·5	68·5	27	32	22·7	52
10^{45}	−0·5	—	—	—	—	—	22·8	52
10^{50}	−0·5	42	35	47	15	20	22·8	52
10^{55}	−0·5	41	34	46	14	19	22·8	52
11^{00}	−0·5	41	34	46	16	18	22·8	52
11^{05}	−0·5	39	33	44	14	19	22·8	52
11^{10}	−0·5	37	32	43	12	17	22·8	52

Vorstehende Fig. 4 möge die Absorptionsverhältnisse für *Polygonum sachalinense* 13 bis 17 veranschaulichen.

Tabelle 7.

Polygonum sachalinense (Versuch 7* bis 10*); 10. X. 1934.

Drei Wochen in Knop'scher Nährlösung im Kalthaus. Kleine Potometer ohne Austausch. Über Nacht in der Dunkelkammer.

Z.	WT.	Nr. 7	8	9	10	LT.	LF.
		in *mm*					
Abs.-Mittelwert (während 40 Min.) bei							
	18·5°	18·7	38	19·5	38·8	20°	58%
hierauf in Kaltwasser überführt. *Zwz. = 15 Min.*, dann Abs./5 Min.							
9^{00}	**0·65**	—	—	—	—	20·4	57
9^{05}	0·55	11	19	12	25	20·4	57
9^{10}	0·6	12·5	19·5	12	25·7	19·9	59
9^{15}	0·6	12·5	19·5	12	25·7	19·9	59
9^{20}	0·6	12	17	11	24·5	19·9	59
9^{25}	0·7	11	17	10	26	19·9	59
9^{30}	0·8	12	15	10	24	19·9	59
9^{35}	0·30	—	—	—	—	20·2	56

(Fortsetzung der Tabelle 7.)

Z.	WT.	Nr. 7	8	9	10	LT.	LF.
		in *mm*					
9^{40}	**0·2°**	12	13·5	10	22	20·3°	56%
9^{45}	0·2	12·5	12·5	9	20·5	20·3	57
9^{50}	0·2	10	10·5	8	20·5	20	57
9^{55}	0·2	11	10	7	20	20	58
10^{00}	0·2	10	8·8	7·5	18·5	19·8	58
10^{05}	0·2	10	8·7	7·5	18·5	19·8	58
10^{10}	0·2	10	9·5	6	17	19·8	58
10^{15}	0·2	9	9·5	5·5	16	20·3	57
10^{20}	0·2	9·5	7·5	5·5	15	20·3	57
10^{25}	0·2	8·5	6·5	5·5	14	20	58
10^{30}	0·2	8·5	6	5·5	13	20	58
10^{35}	0·2	8·5	6	5	12·5	19·8	58
10^{40}	0·2	8	5·8	5	13	20·2	57
10^{45}	0·2	8	5·7	5	13	20·2	57
10^{50}	0·2	8	6	4·5	11	20·2	57

Dieses merkwürdige Phänomen des allmählichen Abfalles der Absorption war zur Zeit meiner Beobachtungen vollkommen neu. Erst die jüngst mitgeteilten Befunde Döring's (1935) brachten gleiche Ergebnisse für andere Objekte. Somit ist die Tatsache durch Döring's und meine vollständig unabhängig gewonnenen Ergebnisse wohl sichergestellt. Ich habe bereits im Dezember 1933 die im methodischen Teil beschriebenen Austauschpotometer konstruiert, um die Zwischenzeit vor dem Beginn der Ablesung in der Kälte weiter zu verkürzen. Bei meiner endgültigen Versuchsanordnung konnte ich die Ablesungen schon 10 bis 20 Minuten nach der Überführung beginnen. Ich habe sodann die Übergangsreaktion bei einer Reihe weiterer Pflanzen eingehend studiert. Einige Beispiele seien davon herausgegriffen.

Tabelle 8. **Aucuba japonica.**

Versuch 2: 15. XII. 1933. LT. = 20°, LF. = 43%. Bei **19·3°** WT. ermittelte Abs. (während 1 Stunde) = ... 33 *mm*/5 Min.; Wurzeln übertragen in Wasser von **0·5°**, Ablesungen nach *25 Min. Zwz.* begonnen; sodann Abs.-Werte/5 Min.: 11, 10, 10, 10, 9, 8·5, 7·5, 8.

Versuch 4 (wie 2). Mittl. Abs. bei **WT. = 20°**, LT. = 20°, LF. = 43% (während 40 Min.) = 91·4 *mm*/5 Min., *Zwz. = 40 Min.*, sodann Absorption bei **0·5°**: 45, 38, 41, 31, 31, 31, 30, 28, 26 *mm*/5 Min.

Versuch 14: 1. II. 1934. Mittl. Abs. bei **WT. = 20·2°**, LT. = 20·2°, LF. = 38% (während 40 Min.) = 99 *mm*/5 Min., *Zwz. = 40 Min.*, dann Absorption bei **0°**: 53, 49, 46, 38, 35, 34, 31, 27, 26 *mm*/5 Min.

Versuch 15 (wie 14). Mittl. Abs. bei **WT. = 19·9°** = 31·5 *mm*/5 Min., *Zwz. = 40 Min.*, dann Absorption bei **0°** 17, 17, 16, 14, 13, 15, 12, 11, 12 *mm*/5 Min.

Versuch 17 (wie 14). Mittl. Abs. bei **WT. = 19·9°** = 71·4 *mm*/5 Min., *Zwz. = 40 Min.*, dann Absorption bei **-0·2°** 23·5, 25·5, 22, 21, 19, 19, 19, 15, 16 *mm*/5 Min.

Versuch 21. Mittl. Abs. bei **WT. = 20·6°**, LT. = 20°, LF. = 63%, = 17·5 *mm*/5 Min. (während 35 Min.), *Zwz. = 25 Min.*, dann Absorption bei **0·3°**: 11, 11, 11, 10·5, 8·5, 7·5, 6·5, 6·5, 7·5, 8·8 *mm*/5 Min.

Acer pseudoplatanus.

Topfpflanzen, 6 Tage vor Versuch in Wasserkultur überführt. Große Potometer, rapider Wasseraustausch. 0°-Stufe als letzte einer dreitägigen Reihe.

Versuch 1: 27. VII. 1934. Mittl. Abs. bei **WT. = 22·2°**, LT. = 23·7°, LF. = 52% = 32·3 *mm*/5 Min., *Zwz. = 15 Min.*, dann Absorption bei **0°**: 36, 34, 28, 28, 21, 20, 18, 16, 14, 14, 13, 13, 11, 12, 11, 11, 11, 10, 12 *mm*/5 Min.

Versuch 2 (wie 1). Mittl. Abs. bei **WT. = 22·2°** = 32·8 *mm*/5 Min., *Zwz. = 15 Min.*, dann Absorption bei **0°**: 38, 33, 25, 23, 20, 18, 16, 15, 14, 12, 13, 13, 12, 13, 11, 11, 11, 10, 11 *mm*/5 Min.

Versuch 3 (wie 1). Mittl. Abs. bei WT. = **22·2°** = 59 *mm*/5 Min., *Zwz. = 15 Min.*, dann Absorption bei **0°**: 42, 40, 34, 33, 30, 29, 27, 24, 23, 22, 22, 22, 19, 21, 19, 18, 18, 17, 18 *mm*/5 Min.

Versuch 4 (wie 1). Mittl. Abs. bei **WT. = 22·2°** = 43·2 *mm*/5 Min., *Zwz. = 15 Min.*, dann Absorption bei **0°** 37, 34, 30, 30, 25, 24, 23, 19, 19, 18, 17, 17, 17, 15, 15, 14, 14, 14, 14 *mm*/5 Min.

Versuch 5 (wie 1). Mittl. Abs. bei **WT. = 22·2°** = 16·5 *mm*/5 Min., *Zwz. = 15 Min.*, dann Absorption bei **0°**: 18, 16, 14, 14, 12, 10, 10, 11, 8, 7, 8, 7, 6, 8, 6, 7, 7, 5, 7 *mm*/5 Min.

Aus den angeführten Tabellen ist zu ersehen: die Übergangsreaktion ist bei *Aucuba japonica* nach rund 3/4 bis 1 Stunde, bei *Acer pseudopl.* nach rund 1 bis 1 1/2 Stunden beendet; d. h. die allmähliche Einstellung auf den Kaltwert kommt in allen angeführten Versuchen zum Ausdruck.

Die bisherigen Beobachtungen beziehen sich wie jene Döring's auf die Überführung von 20° auf 0° Ich habe im Sommer 1934 gleiche Übergangsreaktionen auch nachgewiesen für den Übergang von Zimmertemperatur auf kühlere Temperaturen über dem Nullpunkt, wofür ich die technischen Hilfsmittel besaß. Anschließend einige Beispiele.

Tabelle 9. Buxus sempervirens.

Im Dezember ausgegraben, dann in Sandkultur weitergezogen. Vor Versuchen in Wasser überführt. Große Potometer, Rapidkühlung.

Versuch 1: 21. III. 1934. Mittl. Abs. bei **WT. = 19·7°**, LT. = 20°, LF. = 46% = 108·2 *mm*/5 Min., *Zwz. = 10 Min.*, dann Absorption bei **8°**: 88, 89, 75, 67, 63, 55, 47, 41, 39, 40, 41, 37 *mm*/5 Min.
Am folgenden Tag für dieselbe Temperaturstufe: mittl. Abs. bei **WT. = 20°** = 176 *mm*/5 Min., *Zwz. = 10 Min.*, dann Absorption bei **8°**: 111, 102, 78, 76, 70, 63, 51, 50, 53, 53, 53 *mm*/5 Min.

Versuch 2 (wie 1). Mittl. Abs. bei **WT. = 19·7°**. LT. = 20°, LF. 46% = 69·6 *mm*/5 Min., *Zwz. = 15 Min.*, dann Absorption bei **8°**: 62, 56, 49, 47, 41, 42, 36, 38, 38, 38, 39 *mm*/5 Min.

Versuch 3 (wie 1). Mittl. Abs. bei **WT. = 19·7°** = 77·6 *mm*/5 Min., *Zwz. = 10 Min.*, dann Absorption bei **8°**: —, 52, 51, 52, 45, 45, 41, 41, 40, 42, 41 *mm*/5 Min.

Versuch 4 (wie 1). Mittl. Abs. bei **WT. = 19·7°** = 31·6 *mm*/5 Min., *Zwz. = 10 Min.*, dann Absorption bei **8°**: —, —, 22, 19, 19, 16, 16, 13, 15, 14, 14 *mm*/5 Min.

Aucuba japonica.

Versuch 21. Erster und zweiter Tag der Versuchsreihe vom 19. bis 21. IX. 1934. Mittl. Abs. bei **WT. = 19·8°**, LT. = 19·9°, LF. = 63% (während 50 Min.) = 17·5 *mm*/5 Min., *Zwz. = 10 Min.*, dann Absorption bei **9·5°**: 15, 13, 12, 10, 10·5, 10, 9·5, 9, 9, 9 *mm*/5 Min.

Am folgenden Tag: mittl. Abs. bei **WT. = 19·2°** = 14·6 *mm*/5 Min., *Zwz. = 10 Min.*, dann Absorption bei **5°**: —, 6·5, 5·6, 5·6, 5·4, 5, 4·9 *mm*/5 Min.

Acer pseudoplatanus.

Erster und zweiter Tag der Versuchsreihe vom 25. bis 27. VII. 1934.

Versuch 1. Mittl. Abs. bei **WT. = 22°**, LT. = 24·2°, LF. = 50% = 39·1 *mm*-5 Min., *Zwz. = 10 Min.*, dann Absorption bei **9·8°**: —, —, 33, 32, 32, 30, 29, 26, 26, 23, 23, 24, 20, 22 *mm*/5 Min.

Am folgenden Tag: mittl. Abs. bei **WT. = 22·2°** = 39·2 *mm*/5 Min., *Zwz. = 15 Min.*, dann Absorption bei **4·5°**: 34, 32, 27, 30, 22, 23, 22, 19, 22, 20, 19 *mm*/5 Min.

Versuch 2 (wie 1). Mittl. Abs. bei **WT. = 22°** = 40·9 *mm*/5 Min., *Zwz. = 10 Min.*, dann Absorption bei **10°**: —, 34, —, 35, 37, 36, 33, 33, 29, 30, 27, 25, 27, 23, 26 *mm*/5 Min.

Am folgenden Tag: mittl. Abs. bei **WT. = 22·2°** = 39·8 *mm*/5 Min., *Zwz. = 15 Min.*, dann Absorption bei **5°**: —, 40, 39, —, 40, 33, 32, 27, 28, 29, 27, 26 *mm*/5 Min.

Versuch 4 (wie 1). Mittl. Abs. bei **WT. = 22·2°** = 32·7 *mm*, *Zwz. = 15 Min.*, dann Absorption bei **4·5°**: —, 34, 34, 30, 34, 28, 26, 23, 25, 24, 23, 22 *mm*/5 Min.

Ein Vergleich der Ergebnisse der angeführten Beispiele lehrt uns, daß die Geschwindigkeit der Angleichung zwar bei ein- und derselben Pflanzenart ziemlich gleich ist, nicht aber bei verschiedenen. *Polygonum* benötigte in meinen Versuchen $1^1/_2$ bis 2 Stunden, *Buxus* läßt dagegen wohl bei Abkühlung auf 8°, wenn die Ablesung nach 10 Minuten beginnt, den allmählichen Abfall deutlich erkennen, kaum aber mehr bei den Versuchen bei 0° mit 25 Minuten Zwischenzeit. (Diese Versuche sind hier nicht angeführt.)

Bei *Polygonum* und auch bei *Acer* waren vielfach die ersten Werte nach dem Abkühlen noch fast so hoch wie zuvor in Wärme und erst dann erfolgte ein mehr-minder rasches Absinken derselben. Bei *Buxus* und den meisten anderen von mir untersuchten Formen mußte das Absinken wohl recht bald nach Beginn der Abkühlung eingesetzt haben, da nach 10 Minuten Pause die Absorptionswerte schon viel geringer sind als die Bezugswerte.

Den angeführten Versuchen stehen dann solche gegenüber, wo schon nach 10—15 Min. Zwischenzeit kein weiterer Abfall der Absorption mehr festgestellt werden konnte. Die Einstellung auf den Kältewert erfolgte also so schnell, daß bereits nach dieser Zeit volle Konstanz herrschte. Als Beispiel sei *Fraxinus excelsior* angeführt.

Tabelle 10. **Fraxinus excelsior.**

Topfpflanze, eine Woche vor Versuch in Wasserkultur überführt. Großes Potometer, Rapidaustausch.

Versuch 2: 18. IX. 1934. Mittl. Abs. bei **WT. = 20°**, LT. = 19·7°, LF. = 65% = 121 *mm*/5 Min., *Zwz. = 15 Min.*, dann Absorption bei **9·5°**: —, 103, 104, 103, 103, 109, 107, —, 108, 104, 103 *mm*/5 Min.

20. IX. 1934: mittl. Abs. bei **WT. = 20°** = 113·2 *mm*/5 Min., *Zwz. = 30 Min.*, dann Absorption bei **0°**: 66, 68, 68, 65, 67, 64, 62, 67, —, 62, 61, 63 *mm*/5 Min.

Bei der Übergangsreaktion bleibt der Absorptionswert nach der Einstellung auf das Kältegleichgewicht weiterhin durch Stunden konstant. Demgegenüber sei schon hier auf den Fall hingewiesen, daß bei Ausdehnung der Versuche in Kaltwasser über längere Zeit, z. B. 1 bis 2 Tage, neuerdings eine Herabsetzung der Wasseraufnahme gegenüber des zu Beginn des Kaltversuches herrschenden Gleichgewichtswertes erfolgte. Diese war jedoch nicht primärer Natur, sondern, wie wir unten noch sehen werden, eine Folge der Transpirationsänderung. Dieses Phänomen hat somit mit der Überführungsreaktion unmittelbar nichts zu tun (vgl. p. 339).

IV Die Übergangsreaktion Kalt—Warm.

In zahlreichen Versuchen wurden die Pflanzen nach der Kältebehandlung wieder auf die Ausgangstemperatur von 20° zurückgeführt und die Wasseraufnahme weiter verfolgt. Bei rascher Rückführung auf die Zimmertemperatur war es auch hier möglich, eine Übergangsreaktion zu erfassen.

Während die behandelte Warm—Kalt-Reaktion zur Zeit meiner ersten Beobachtungen völlig neu war, lagen für die Übergangsreaktion Kalt—Warm einige Angaben in der Literatur vor. Gavriloff fand, daß bei rascher Rückführung der Pflanzen von Kalt- in Warmwasser die Absorption nicht plötzlich ihre endgültige Höhe erreicht, sondern allmählich ansteigt und erst im Laufe einer $^1/_2$ bis $^3/_4$ Stunde einen konstanten Wert annimmt. Eine andere Form des Absorptionsverlaufes fanden Brieger (1928) und Renner (1929), wenn sie Pflanzen, die zuerst aus einer osmotischen Lösung saugten, plötzlich in Wasser übertrugen, d. h. wenn der Bodenwiderstand (= äußerer Filtrationswiderstand nach Brieger) plötzlich herabgesetzt wurde. Die Wasseraufnahme schnellte dann rapid hinauf und sank hierauf bis auf ein neues konstantes Niveau ab.

Bei rascher Rückführung der Wurzeln von Eiswasser in solches von Zimmertemperatur gelang es auch mir, die Übergangsreaktionen zu erfassen. Die Ergebnisse gestalteten sich jedoch im einzelnen recht verschiedenartig. Im Interesse kurzer Darstellung versuche ich die Gesamtheit meiner Erfahrungen zusammenzufassen, indem ich folgende Typen des Reaktionsverlaufes aufstelle.

A. Die Absorption steigt erst langsam wieder auf den Warmwert an. Diese reine Form der Angleichungskurve im Sinne Gavriloff's konnte nicht allzu häufig erhalten werden. In einigen Fällen ist sie aber doch ganz klar ausgedrückt, so z. B. bei *Nerium* und *Acer*, wie aus folgender Tabelle zu ersehen ist.

Tabelle 11. **Nerium oleander.**

Wasserstecklinge. Große Potometer, Rapidkühlung und -erwärmung.

Versuch 5: 21. II. 1934: Wassertemperatur = 20·6°: –0·5°: 19·3°. LT. = 20·7°, LF. = 37%. Ausgangswert der Absorption bei **20·6°** = 32·7 *mm*/5 Min., mittl. Abs.

bei $-$**0·5°** = 6·4 *mm*/5 Min., *Zwz. = 20 Min.*, dann Absorption bei **19·3°**: 17, 21, 23, 29, 30, 31, 31, 31 *mm*/5 Min.

Versuch 6 (wie 5). Ausgangswert der Abs. bei **20·6°** = 60·1 *mm*/5 Min., mittl. Abs. bei $-$**0·5°** = 12·9 *mm*/5 Min., *Zwz. = 20 Min.*, dann Absorption bei **19·3°**: 22, 25, 30, 37, 35, 35, 35, 35 *mm*/5 Min.

Versuch (wie 5). Ausgangswert der Abs. bei **20·6°** = 60·2 *mm*/5 Min., mittl. Abs. bei $-$**0·5°** = 12·9 *mm*/5 Min., *Zwz. = 20 Min.*, dann Absorption bei **19·3°**: 35, 57, 60, 73, 84, 82, 83, 83, 83 *mm*/5 Min.

Acer pseudoplatanus.

Versuch 3: 26. VII. 1934. WT. = 22·1°: 4·2°: 21·5°, LT. = 22·5°, LF. = 50%. Ausgangswert der Abs. bei **22·1°** = 39·8 *mm*/5 Min., mittl. Abs. bei **4·2°** = 31·5 *mm*/5 Min., *Zwz. = 15 Min.*, dann Absorption bei **21·5°**: 17, 22, 21, 22, 24, 26, 25, 26 *mm*/5 Min.

Versuch 5 (wie 3). Ausgangswert der Abs. bei **22·1°** = 13·3 *mm*/5 Min., mittl. Abs. bei **4·2°** = 12·7 *mm*/5 Min., *Zwz. = 15 Min.*, dann Absorption bei **21·5°** 4, 6, 7, 9, 8, 10, 9, 10 *mm*/5 Min.

Die Absorption ist nach dem Wiedererwärmen beim Ablesungsbeginn noch relativ gering, steigt hierauf ziemlich rasch an und bleibt dann auf einem Punkt konstant. Dieser kommt entweder dem Mittelwert der 20°-Absorption vor der Abkühlung gleich oder aber er liegt tiefer (vgl. Abschnitt V), ganz selten höher.

B. Der häufigere Fall der Absorptionsregelung beim Wiedererwärmen war der, daß die Absorption ganz plötzlich emporschnellt und oft weit über den Ausgangswert bei Zimmertemperatur hinausschießt. Dann aber sinkt sie bald und relativ rasch ab und nimmt allmählich einen tiefer liegenden konstanten Wert an. Auch dieser kann wieder geringer sein als der Ausgangswert vor der Kaltbehandlung. Folgende Beispiele mögen diesen Typus veranschaulichen.

Tabelle 12. **Phaseolus vulgaris.**

Wasserkultur, mittleres Potometer, langsame Kühlung und Rückführung.

Versuch 38: 12. VII. 1933. Wassertemperatur = 21·5°: 0·8° 18°. LT. = 22·8°, LF. = 49%. Ausgangswert der Abs. bei **21·5°** = 33·3 *mm*/5 Min., mittl. Abs. bei **0·8°** = 16·6 *mm*/5 Min., *Zwz. = 30 Min.*, dann Absorption bei **18°** 61, 68, 66, 56·6, 63·5, 59·5, 58, 44, 40, 35, 28 *mm*/5 Min.

Polygonum sachalinense.

Topfkultur, mehrere Wochen in Wasser weiter gezogen, große Potometer, langsame Kühlung und Rückführung.

Versuch 1: 14. VII. 1933. Wassertemperatur = 21·5°: 0·5° 21·2°. LT. = 22·5°, LF. = 46%. Ausgangswert der Abs. bei **21·5°** = 122·5 *mm*/5 Min., mittl. Abs. bei **0·5°** = 35 *mm*/5 Min., *Zwz. = 15 Min.*, dann Absorption bei **21·2°**: 184, 125, 88, 59, 44, 43, 45 *mm*/5 Min.

Versuch 2 (wie 1). Ausgangswert der Abs. bei **21·5°** = 167·5 *mm*/5 Min., mittl. Abs. bei **0·5°** = 60·9 *mm*/5 Min., *Zwz. = 15 Min.*, dann Absorption bei **21·2°** 307, 225, 170, —, 109, 105, 103 *mm*/5 Min.

Versuch 9: 14. VI. 1934. Wasserkultur. Großes Potometer, Rapidkühlung und -rückführung. Wassertemperatur = 20·2° 0·9° 19·1°. LT. = 20·3°, LF. = 50%.

Ausgangswert der Abs. bei **20·2°** = 112·2 *mm*/5 Min., mittl. Abs. bei **0·9°** = 50·7 *mm*/5 Min., *Zwz. = 15 Min.,* dann Absorption bei **19·1°**: 149, 135, 104, 84, 69, 73, 62, 61, 60, 67 *mm*/5 Min.

Wir können diesen Fall im Anschluß an die obigen Befunde Renner's und Brieger's mit Renner so zu erklären suchen, daß die Hemmung der Wasseraufnahme in Kaltwasser (bei ± gleichbleibender Transpiration) ein Wasserdefizit und damit eine Erhöhung der Zellsaugkräfte bedingt, die nun ihrerseits nach Erwärmen der Wurzeln, d. h. also nach Verringerung des Filtrationswiderstandes, eine vorübergehende Erhöhung der Wasseraufnahme bewirken. In diesem Fall ist natürlich die Übergangsreaktion im obigen Sinne vollständig überdeckt. Fall *A* tritt uns am ehesten dann entgegen, wenn wir den Versuch mit Pflanzen durchführen, deren Bilanz auch bei geringem Wassernachschub nicht so stark gestört wird, daß es dabei zu einer wesentlichen Änderung des Turgeszenzzustandes und der Saugkräfte kommt. Fall *B* dagegen kommt in ausgeprägter Form bei Pflanzen mit starker Transpiration zustande, die gleichzeitig ihre Wasseraufnahme stark einschränken, so z. B. bei *Phaseolus*-Glashauskulturen und *Polygonum,* Pflanzen, die, wie unten zu zeigen sein wird, auch bei größerem Wasserdefizit ihre Transpiration nicht erheblich einzuschränken pflegen.

C. Schließlich gibt es auch Fälle, wo die Absorption nach der Rückführung in Warmwasser schon nach kürzester Zeit konstante Werte erreicht oder dann im Laufe der Zeit nur ganz schwach abklingt. Diese Übergangsform war dann zu beobachten, wenn die Bilanz nicht zu stark gestört war, so z. B. bei *Phaseolus*-Freilandkulturen.

Tabelle 13. **Phaseolus vulgaris.**

Wasserkultur aus dem Freiland. Mittlere Potometer, langsame Temperaturangleichung.

Versuch 40: 13. VII. 1933. Wassertemperatur = 21°: 0·2° 20·5°. LT. = 22°. LF. = 45%. Ausgangswert der Abs. bei **21°** = 12 *mm*/5 Min., mittl. Abs. bei **0·2°** = 8·1 *mm*/5 Min., *Zwz. = 15 Min.,* dann Absorption bei **20·5°**: 9, 10, 10, 10·2, 10·2, 10·2, 10·2, 10·3, 10·3, 10·3 *mm*/5 Min.

Ebenso verhält sich *Phaseolus* 43, die in gleicher Weise kultiviert wurde.

Versuch 43 (wie 40). Ausgangswert der Abs. bei **21°** = 32·4 *mm*/5 Min., mittl. Abs. bei **0·2°** = 8·1 *mm*/5 Min., *Zwz. = 15 Min.,* dann Absorption bei **20·5°** 23·7, 23·7, 23·7, 23·7, 21·7, 21·7, 21·7, 29, 23, 27, 28 *mm*/5 Min.

Auch *Polygonum,* bei relativ höherer Luftfeuchtigkeit untersucht (59%), ergab die gleiche Form des Absorptionsverlaufes nach Wiedererwärmen.

Polygonum sachalinense.

Wasserkultur, kleines Potometer ohne Wasseraustausch.

Versuch 7: 10. X. 1934. Wassertemperatur = 19·3°: 0·2° 18·3°. LT. = 20·5°, LF. = 43%. Ausgangswert der Abs. bei **19·3°** = 33 *mm*/5 Min., mittl. Abs. bei **0·2°** = 5 *mm*/5 Min., *Zwz. = 10 Min.,* dann Absorption bei **18·3°**: 18·5, 19·5, 19, 19, 19, 19, 18, 18 *mm*/5 Min.

Diese Art des Verhaltens der Absorption ist aber nicht so sehr als eigener Typ Fall *A* oder Fall *B* gegenüberzustellen, sondern eher als die Endphase derselben zu denken. Es erfolgt nur die Einstellung auf das neue Gleichgewicht viel rascher als in den vorhergehenden Fällen, so daß die erste Phase der Übergangsreaktion nicht zu erfassen war. Die Absorptionshöhe nach dem Wiedererwärmen ist auch in solchen Fällen wie im ersten Falle entweder dem Ausgangswert ähnlich oder aber niedriger. Eine Einstellung auf ein höheres Gleichgewicht, wie z. B. bei *Nerium* 6, 7, kommt nur selten vor.

V. Die Reversibilität der Kältehemmung.

Wie schon im vorigen Abschnitt betont wurde. ist die Größe der Wasseraufnahme bei 20° zu Beginn der Versuche und nach dem Abkühlen und Wiedererwärmen vielfach nicht gleich. Mit anderen Worten, die Kältehemmung der Wasseraufnahme geht nach dem Wiedererwärmen nicht völlig zurück. Wir wollen nun das Verhältnis der Absorptionswerte, und zwar der stationär gewordenen, vor und nach der Abkühlung betrachten. Häufig tritt der Fall ein, daß die Aufnahmswerte nach der Kaltbehandlung und Rückführung in Warmwasser niederer bleiben als sie ursprünglich waren. Schon Gavriloff fand die gleiche Erscheinung. Weitere gleichlautende Befunde ergaben die Untersuchungen von Firbas (p. 623) und die noch nicht veröffentlichten Versuche aus unserem Institut von M. Grill. Firbas findet z. B. die Absorption für *Comarum palustre* 1 (Tab. 32) bei 20·9° : 2·5° : 21·5° jeweils mit 11·30 *mm*, 9·79 *mm*, 9·66 *mm*; für *Vaccinium oxyc.* 2 (Tab. 35) bei 19·0° 0·3° 16·9° jeweils mit 2·12 *mm*, 1·61 *mm*, 1·62 *mm*.

Firbas hat nun angenommen, daß die geringeren Absorptionswerte nach der Abkühlung die Folge eines von der Versuchsdauer abhängigen allmählichen Absinkens seien und bezieht daher die Aufnahme bei 0° nicht auf den vorhergehenden 20°-Wert, sondern auf das arithmetische Mittel desselben und des 20°-Wertes nach dem Wiedererwärmen. Betrug also z. B. die Absorption bei 20° vor der Abkühlung 10, bei 0° 5, bei 20° nach der Abkühlung 8 Skalenteile/5 Min., so wurde **5** nicht auf den Anfangswert 10, sondern auf $\frac{10+8}{2} = 9$ bezogen und als Kälteabsorption definiert.

Nun findet sich aber in vielen Fällen, so z. B. auch bei *Phaseolus* die Tatsache, daß die Wasseraufnahme bei Zimmertemperatur durch viele Stunden hindurch konstant ist. Gleichzeitig ergibt sich für dieselben Pflanzen nach der Rückführung aus Kaltwasser eine eindeutig gehemmte Aufnahme gegenüber dem Ausgangswert vor der Abkühlung.

Tabelle 14. **Phaseolus vulgaris.**

Versuch 16: 23. VI. 1933. Wasserkultur aus dem *Glashaus* mit zarten Blättern. Mittelgroßes Potometer, langsamer Temperaturwechsel. Der Konstanzversuch bei gleichbleibender Wassertemperatur ist in Abschnitt II angeführt.

Z.	WT.	mittl. Abs.	in 0/0 v. Abs.$_1$	LT.	LF.
50 Min.	**19·5°**	**73·4** *mm*	—	21·3°	49%
30 Min. Zwz.					
1h 50 Min.	**–0·25**	41·1	44·4%	20·2	51
30 Min. Zwz.					
45 Min.	**19**	**28·3**	**61·6**		51

Versuch 32: 11. VII. 1933. Wasserkultur aus dem *Freiland*, derbe Blätter, stark bewurzelt.

Z.	WT.	mittl. Abs.	in 0/0 v. Abs.$_1$	LT.	LF.
40 Min.	**21°**	**28** *mm*	—	22·2°	47%
2h 15 Min. Zwz.					
50 Min.	**0·7**	13·1	53·2%		45
1h 15 Min. Zwz.					
45 Min.	**21**	**19·1**	**31·8**		45

Beide Pflanzen nehmen nach Abkühlung viel geringere Mengen Wasser auf als bei Normaltemperatur vor dieser. Ja *Phaseolus* 16 zeigt nach dem Wiedererwärmen sogar nur eine mittlere Absorption, die tiefer liegt als das 0°-Mittel.

Diese letzte auffällige Erscheinung trat besonders dann ein, wenn die Pflanzen durch die Kaltbehandlung sehr stark welkten. Es besteht da eine gewisse Ähnlichkeit mit der Beobachtung Gavriloff's, daß der Filtrationswiderstand um so stärker »fixiert« werden könne, je länger die Pflanze der Tieftemperatur ausgesetzt war. (Über die näheren Umstände sei im folgenden Abschnitt gesprochen.) Diese Verminderung der Absorption bleibt aber, wie ich fand, nicht dauernd und irreversibel bestehen, sondern schon nach mehreren Stunden, häufig auch erst am folgenden Tag, erfolgt wieder Angleichung an die ursprüngliche Aufnahme,

Auf Grund dieser obigen Ergebnisse, besonders der Tatsache, daß trotz ständiger Konstanz der Kontrollen häufig unvollständige Reversibilität herrscht, ist man wohl zur Annahme berechtigt, daß die gehemmte Wasseraufnahme nicht eine Funktion der Versuchszeit ist, sondern daß es sich um eine Nachwirkung der niederen Temperatur handelt. Die Absorption ist also bei raschem Temperaturwechsel des das Wurzelsystem umgebenden Mediums zunächst nicht völlig dieser zugeordnet, sondern von der thermischen Vorgeschichte beeinflußt.

Wir haben daraus die Konsequenz zu ziehen, daß die Kältehemmung nicht mit Firbas auf $\frac{A_1+A_3}{2}$ zu beziehen ist, denn die nachherige Einstellung ist von der Abkühlung deutlich abhängig und daher als Bezugsgröße nicht geeignet.

Als Maß der Kältehemmung ist also nur das Verhältnis der Gleichgewichtslage bei der Ausgangstemperatur und der folgenden Tieftemperatur zu verwenden, d. h. also $A_{\text{kalt}} : A_{\text{warm}}$, respektive $1 - \frac{A_{\text{kalt}}}{A_{\text{warm}}}$

VI. Gegenseitige Beziehungen von Absorption und Transpiration.

Ein Rückblick auf die bisherigen Befunde ergibt, daß sich niedere Temperaturen auf die Wasseraufnahme der Wurzeln in zweifacher Weise auswirken. Es erfolgt 1. eine Abnahme der Absorption in der Kälte, 2. bleibt die Absorption nach dem Wiedererwärmen häufig niedriger als vor der Abkühlung.

Von den meisten Autoren wird die Hemmung der Wasseraufnahme in der Kälte einer Erhöhung des Wurzelfiltrationswiderstandes zugeschrieben, deren Ursache nach Krabbe, Rysselberghe, Delf usw. in der Verminderung der Wasserpermeabilität des lebenden Protoplasmas liegt.

Aber erst die Befunde Renners, daß abgetötete Wurzeln der Wasseraufnahme einen viel geringeren Widerstand entgegensetzen als lebende, ferner die Feststellung von Huber und Höfler (1930), daß in den allermeisten Fällen die Permeabilität des Protoplasten für den Gesamtdiffusionswiderstand maßgebend ist, lassen diese Annahme als berechtigt erscheinen.

Ob und wieweit aber bei der intakten Pflanze auch die Transpiration von Einfluß auf die Absorptionsverhältnisse bei verschiedenen Wurzeltemperaturen sein kann, ist noch kaum konsequent untersucht worden. Es ist ja klar, daß eine Einschränkung der Transpiration und eine Verminderung des Transpirationsstromes auch bei gleichbleibendem Wurzelwiderstand die Größe der Wasserabsorption beeinflussen muß. Erst Döring führte jüngst einige Beispiele über den Einfluß extremer Transpirationsschwankungen auf die Hemmungsgröße der Absorption an.

Ob auch zwischen Transpiration und unvollständiger Reversibilität engere Beziehungen bestehen, darüber ist meines Wissens bisher noch nichts bekannt.

Absorptionsbestimmungen allein können uns in diesem Fall nicht Aufschluß geben. Sie allein besagen uns nicht, ob die nachhaltige Beeinflussung der Absorption durch Änderungen im Wurzelsystem, im Transpirationssystem oder vielleicht in beiden verursacht wird. Es ist ja von vornherein recht wahrscheinlich, daß die Absorptionseinschränkung bei Kaltbehandlung indirekt auch eine Transpirationsänderung zur Folge haben wird, die dann ihrerseits auf den weiteren Verlauf der Absorption von Einfluß sein kann. Festgestellt werden kann dies nur durch vergleichende Messungen der Absorption und Transpiration.

Es war daher nötig, zur Klärung eine Reihe von Transpirationsbestimmungen vorzunehmen, während die Wurzeln verschiedenen Temperaturen ausgesetzt und die Größe ihrer Absorption gemessen wurde. Im folgenden sind nun die wesentlichen Punkte der Befunde mitgeteilt.

Methodik: Die Transpiration wurde durch Wägungen in Zeitabständen von 10 oder 15 Minuten (seltener 20 Minuten) bestimmt. Herr Prof. v. Faber hat zu diesem Zweck eine Waage anfertigen lassen, deren eine Waagschale zentral durchbohrt ist. In diese Bohrung können Glasgefäße vom Typ der Potometerröhren eingehängt werden, wobei für die verschiedenen Rohrweiten Einsatzringe vorhanden sind. Der Bügel dieser Waagschale ist stark verlängert, so daß auch das Experimentieren mit größeren Pflanzen möglich ist. Die Empfindlichkeit der Waage beträgt 10 *mg* bei einer maximalen Belastung von 1 *kg*.

Der Verlauf eines Versuches war kurz folgender. Die Pflanzen wurden gleich den Absorptionspflanzen in Wasserbädern, beziehungsweise in der Kältemaschine auf die gewünschte Temperatur gebracht, knapp vor dem Abwägen herausgenommen, rasch abgetrocknet und gewogen. Hernach wurden sie gleich wieder in das Wasserbad zurückgestellt und erst kurz vor der Wägung in gleicher Weise behandelt. Die Temperaturerhöhung des Wassers im Gefäß während der Manipulationszeit war sehr gering.

Versuche: Die Frage der Transpirationsbeeinflussung wurde von mir nur soweit untersucht, als zum prinzipiellen Verständnis der Kältehemmung und der Übergangsreaktion nötig war. Weitere ausführliche Transpirationsuntersuchungen sind im Institut im Gang und werden von H. Nitsche durchgeführt.

Im folgenden sind nun einige charakteristische Fälle des Transpirationsverlaufes während und nach der Abkühlung der Wurzeln in Tabellenform wiedergegeben. Zum Vergleich sind jeweils parallel geführte Absorptionsversuche angeführt.

Tabelle 15.

Buxus sempervirens (Versuch 1 bis 5).

Transpirationsbestimmung. 24. III. 1934. Die Ablesungen erfolgten alle 1/2 Stunden. Angegeben sind Transpirationsmittelwerte in *mg*/Min. LT. = 19·5°, LF. = 47%, Wassertemperatur = 19° 1·5° 19°.

Z.	WT.	Nr. 1	2	3	4	5	Mittl. Tr.	in % von Tr.₁
		in *mg*						
1h 30'	**19°**	17·83	13·83	16·85	11·03	25·00	16·91	—
1h 09'	**1·5**	16·08	11·42	12·33	6·80	18·90	13·11	**77·5**
2h 47'	1·5	10·42	7·63	9·42	6·17	14·02	9·53	**56·3**
55'	**19**	8·63	12·67	7·42	—	14·96	10·62	**62·8**
1h 30'	19	6·03	10·33	10·97	7·66	18·40	10·68	**63·1**

Anschließend Absorptionsversuche mit den gleichen Pflanzen für denselben Temperatursprung.

Absorptionsbestimmung.

21. III. 1934. LT. = 20°, LF. = 45%. Wassertemperatur = 19·7° 1° 19·6°

Z.	WT.	Nr. 1		3	4	
				in *mm*		
50'	**19·7°**	146·6	102·5	113·8	42	130·4
35 Zwz.						
55	**1**	81·8	28·2	68·7	20	65·2
		d. i. gehemmt auf (vom Ausgangswert):				
		44·2%	27·5%	60·4%	47·6%	50% = **45·9%** im Mittel.

Aus den oben wiedergegebenen Versuchen ist folgendes zu ersehen: die Transpiration wird, während das Wurzelsystem niederen Temperaturen ausgesetzt ist, gehemmt. Es zeigt sich aber, daß die Einschränkung der Transpiration langsamer erfolgt als die Absorptionshemmung. So transpiriert *Buxus* noch nach einstündigem Aufenthalt in 1·5° Wasser 77·5% vom Ausgangswert und sinkt erst im Laufe der folgenden $2^3/_4$ Stunden auf 56·3% weiter ab. Die Absorptionsversuche dagegen zeigen nach zirka 30 bis 50 Minuten die endgültige Einstellung der Wasseraufnahme auf den mittleren konstanten Wert von 45·9%. Im gleichen Sinne gestalten sich auch die Verhältnisse bei *Robinia pseudac.* wie der Vergleich der Absorptions- und Transpirationskurve (siehe Abschnitt VII) zeigen soll. Wieder erfolgt der Abfall der Absorption rasch, der der Transpiration langsam.

Es liegt nahe anzunehmen, daß die Beeinflussung der Transpiration so erfolgt, daß die gehemmte Aufnahme ein Defizit verursacht, das dann seinerseits nach einer gewissen Zeit zu einer Einschränkung der Transpiration führt. Dabei scheint es recht wahrscheinlich, daß die Transpirationsverminderung durch Änderung des stomatären Zustandes erfolgt. Um diese Annahme zu prüfen, wurden während der Absorptions- und Transpirationsversuche Überprüfungen der Stomataapertur mit der Methode der Collodiumhäutchen direkt an den Versuchspflanzen vorgenommen. Solche Versuche haben aber nicht durchwegs zu dem erwarteten Ergebnis geführt. *Aucuba japonica* hat zwar tatsächlich im Warmwasser viele offene Spalten, die sie im Eiswasser schließt. *Evonymus japonica* hat dagegen sowohl in Warm- als auch in Kaltwasser die Spalten offen. Bei *Acer pseudoplatanus* hinwieder sind die Spalten beidemal geschlossen. Also liegen die Verhältnisse nicht ganz so einfach, als anzunehmen war. Die Zahl der Spaltenkontrollen ist aber doch zu gering, als daß ich das Verhalten der Stomatabewegung und vor allem deren Verhältnis zur Transpiration darnach endgültig beurteilen möchte.

Wie verhält sich nun die Transpiration bei den Reversibilitätsversuchen nach der Rückführung in Warmwasser? In vielen Fällen blieb die Transpiration trotz Wiedererwärmung der Wurzeln weiterhin eingeschränkt, so z. B. auch für *Aucuba japonica* 27 (Tabelle 16), für die sich, wie aus folgenden Zahlen ersichtlich, nach Rückführung aus kaltem in warmes Wasser sogar ein tieferer Wert als in der

Kälte ergibt. Erst ganz allmählich findet wieder ein Ansteigen der Transpiration statt, wie aus der obigen Tabelle 15 für *Buxus* und der folgenden Tabelle 17 für *Polygonum* zu ersehen ist.

Tabelle 16. **Aucuba japonica** (Versuch 27).

Transpirationsbestimmung. 18. IX. 1934. Die Ablesungen erfolgten alle 20 Min. Angegeben sind Transpirationswerte in *mg*/Min. LT. = 20·2°, LF. = 55%. Wassertemperatur = 20° 0° 20°.

WT. = **20°** Tr./Min. = 75, 75, 65

WT. = **0°**, *Zwz. 5 Min.*, dann Tr./Min. = 60, 60, 58, 57, 55 *mg* = **81**% vom Ausgangswert

WT. = **20°**, *Zwz.* = *5 Min.*, dann Tr./Min. = 40 *mg*.................. = **43·6%**

Wie also diese Tabelle zeigt, ist trotz Rückführung in 20° Wasser die Transpiration weiterhin auf 40 *mg* abgesunken, d. h. sie erreicht nur einen Wert von 43·6% gegenüber dem Ausgangswert.

Tabelle 17. **Polygonum sachalinense.**

Versuch 10. Transpirationsbestimmung. 19. und 20. VII. 1934. Die Ablesungen erfolgen alle 10 Min. Angegeben sind Transpirationswerte in *mg*/Min. LT. = 23·2°, LF. = 50%. Wassertemperatur = 19·5° 4° 20° 22°.

Z.	WT.	Tr. in *mg*	in % von Tr. 1
19. VII. 2h 33'	**19·5°**	30·5	—
1h 16'	**4**	26·9	**88·2**
10'	**20**	25	**81·7**
20. VII. 30'	22	37	**121·4**

Die Absorption von Vergleichspflanzen ist aus folgender Tabelle ersichtlich.

Versuch 13 bis 17. Absorptionsbestimmung. 19. VII. 1934. LT. = 23·2°, LF. = 50%. Wassertemperatur 20·7° 4·1° 20·7°.

Z.	WT.	Nr. 13	14	15 in *mm*	16	17	
40'	**20·7°**	99·5	92·1	128·8	58·7	57·4	
15' Zwz.							
1h 35'	**4·1**	81·3	74·7	71·9	31·6	35·2	
		d. i. gehemmt auf (vom Ausgangswert):					
		81·7%	81·1%	55·8%	53·8%	61·4%	= **62·1%** im Mittel
20' Zw.							
20'	**20·7**	78·7	58·5	114·5	27·7	33·7	
		d. i. vom Ausgangswert:					
		79%	58·8%	88·9%	47·5%	58·4%	= **66·5%** im Mittel

Endlich bleibt noch die absolute Größe der Transpirationseinschränkung zu betrachten. Diese kann, wie uns die Versuche lehren, recht verschieden groß sein. So wiesen unter den angeführten

Beispielen *Aucuba*, *Buxus* und *Robinia* (vgl. unten) eine Transpirationseinschränkung auf, die durchaus der Reduktion der Aufnahme gleichkam. Voraussetzung war aber, daß die Versuchszeit so lange gewählt wurde, bis die vollständige Einstellung der Transpiration erfolgt war. *Polygonum* dagegen schränkte zwar seine Transpiration schon bei Temperaturen etwas ein, die auch auf die Absorption nur einen geringen Einfluß ausüben, vermochte sie aber auch bei einer weiteren Abkühlung der Wurzeln auf 0° kaum stärker herabzusetzen, wenngleich dort die Absorption um 50 bis 70% gehemmt wurde.

Es war interessant, das Schicksal solcher Pflanzen in länger dauernden Versuchen zu verfolgen. Die Folge der Unterbilanz war, daß die Pflanzen ziemlich bald infolge des rapid ansteigenden Wasserdefizites vollständig welk wurden und, wenn man die Versuche weiterführte, das Laub eindorrte. Durch diese Reduktion der transpirierenden Fläche wird nun die Transpiration in erheblicherem Ausmaß eingeschränkt, was sich auch in der Absorption als ein neuerlicher Abfall, wie schon oben angedeutet wurde, auswirkt. Folgende zwei Beispiele mögen den Fall veranschaulichen.

Polygonum sachalinense (Versuch 2*, 4*): 8. und 10. X. 1934.

LT. = 20°, LF. = 64%. Am Abend des 8. X. ergaben sich bei **WT. = 20°** Absorptionswerte von **56**, respektive **27·7** *mm*/5 Min. 15 Min. nach der Überführung in **0° 38**, respektive **14** *mm*/5 Min. Hierauf blieben die Pflanzen bis zum nächsten Tag *(14 Stunden)* in **0°** Wasser. Darauffolgende Ablesungen ergaben **4·4**, respektive **4·7** *mm*/5 Min. Die Blätter waren teilweise ganz gewelkt, teilweise überhaupt vertrocknet.

Alnus glutinosa (Versuch 1 bis 5): 29. IX. und 1. X. 1934.

Am 29. IX. ergaben sich bei **WT. = 20°** folgende Absorptionswerte: 28·3, respektive 163·5, 117·5, 72·2, 42·1 *mm*/5 Min. Darauffolgend für **WT. = 0·5**: 16·3, respektive 74·3, 75, 41, 24 *mm*/5 Min.

Nun verblieben die Pflanzen bis zum 1. X. *(41 Stunden)* in **0·5°** Wasser. Darnach wurde die Absorption festgestellt mit: 2·5, respektive 43·3, 28·8, 15·1, 4·4 *mm*/5 Min. Die Blätter waren auch hier größtenteils vertrocknet, der Rest stark gewelkt.

Versuchen wir nun, auf Grund dieser Befunde und der vorhergehenden Absorptionsergebnisse die Beziehungen der beiden Vorgänge für die einzelnen Versuchsstadien zu erfassen.

1. Transpiration und Übergangsreaktion Warm—Kalt.

Die Absorption wird direkt gehemmt, und zwar rascher und häufig auch stärker als die Transpiration. Der allmähliche Abfall der Absorption, wie er für die Übergangsrektion Warm—Kalt von Döring und mir für eine Anzahl Pflanzen nachgewiesen wurde und unabhängig von den Transpirationseinflüssen ist, kann wohl nur der Funktion der lebenden Wurzelzellen zugeschrieben werden. Die Transpiration bleibt nach dem Abkühlen der Wurzeln zunächst gleich groß; es entsteht dadurch Unterbilanz und ein Wasserdefizit. Dadurch muß automatisch die Saugkraft der Zellen gesteigert werden. Die Herabsetzung der Absorption durch Abkühlung ist aber meist so intensiv, daß eine Steigerung der Saugkräfte zur Vermeidung der Unterbilanz allein nicht ausreicht. Die Versuche zeigen nun, daß späterhin vielfach auch die Transpiration eingeschränkt wird. Erreicht die

Hemmung derselben die Größe der Absorptionshemmung, so wird stärkeres Welken verhindert und weitere Unterbilanz vermieden. Trifft dies aber nicht zu, so erfolgt fortgesetztes Welken, das dann mehrminder rasch (je nach der Austrocknungsfähigkeit der Blätter, vgl. Tumanow, 1930) das Leben der Blätter bedroht.

2. Das Verhältnis von Absorption und Transpiration nach dem Wiedererwärmen.

Der allmähliche Anstieg der Absorption oder das rapide Emporschnellen derselben erfolgt unabhängig von der Transpiration, die vorläufig noch gleich niedrig bleibt wie in Kaltwasser. Der langsame Anstieg ist wohl ganz gleich dem Abfall bei Abkühlung als eine Reaktion der lebenden Wurzelzellen aufzufassen. Das rapide Emporschnellen ist die Folge der Unterbilanz und der erhöhten Saugkraft der gewelkten Blattzellen.

Wie aber ist die unvollständige Reversibilität nach der Rückführung in die Wärme zu erklären? Die Ursache dafür dürfte in der Tat — zumindest teilweise — im Transpirationsverlauf zu suchen sein. Unsere Versuche zeigen deutlich, daß die Transpiration nach Erwärmung der Wurzeln zunächst gleich oder ähnlich der in Kaltwasser bleibt und erst allmählich an Intensität zunimmt. Dies kann gewiß die Ursache sein, daß die Absorption niedrig bleibt bis der Transpirationsstrom wieder eine größere Wassermenge nachzieht. Dieser einfachen Erklärung widerspricht aber das Verhalten von *Polygonum* und empfindlichen, stark transpirierenden krautigen Pflanzen, die nach Abkühlung der Wurzeln lebhaft weiter transpirieren, dabei stark anwelken und trotzdem nach der Rückführung auf 20° eine intensive Nachwirkung der Kalttemperatur auf ihre Absorption erkennen lassen. Hier bleibt die Frage offen, ob nicht der Diffusionswiderstand der Wurzeln nach dem Wiedererwärmen noch als Nachwirkung der Kälte erhalten bleibt. Solche Fälle bleiben zu analysieren, vor allem bleibt der Öffnungszustand der Stomata zu verfolgen.

Tumanow (1927) stellte im Anschluß an Maximow fest, daß die Transpiration nach dauerndem oder periodischem Welken auch nach reichlichem Begießen der Pflanzen erst im Laufe von ein bis mehreren Tagen die Intensität der ständig feucht gehaltenen Kontrollpflanzen erreicht. Beim Versuch einer Erklärung weist er auf zwei Möglichkeiten hin: 1. daß eine Schädigung der Wurzeln durch die Bodentrockenheit erfolgt sein könne. Diese wären dann nicht imstande, soviel Wasser nachzuschaffen, als für eine Transpirationsintensität in der Höhe der der ständig feuchten Kontrollpflanzen nötig wäre. Er stützt sich dabei auf die Feststellung Caldwell's (1913), daß durch Welken die Wurzelhaare zugrunde gehen, ja weiterhin sogar stärkere Schädigungen des Wurzelsystems auftreten können. Auch schien Tumanow seine eigene Beobachtung, daß beim Welken keine Schädigung der Schließzellen im Sinne Iljin's (1922) vorkam, für obige Erklärung zu sprechen. 2. betont er doch die Möglichkeit, daß innere Veränderungen der Blattzellen die Tran-

spirationsänderungen herbeiführen können. In unseren Versuchen spielen Änderungen der Wurzelhaare kaum eine Rolle. Wir erinnern an die Befunde Höhn's (1934), daß die Wurzelhaare in feuchter Erde oder in Wasser für die Wasseraufnahme überhaupt bedeutungslos sind. Deswegen können die lebenden Wurzelzellen und ihre Permeabilitätsänderungen mit der Temperatur gleichwohl von entscheidender Bedeutung sein. Die Pflanzen können also aus dem nassen Boden, wenn die Wurzeln unbeschädigt sind, mit und ohne Wurzelhaare gleich gut Wasser aufnehmen.

Die Rolle der stomatären Transpiration bleibt, wie erwähnt, zu untersuchen. Iljin (1922) fand wohl, daß viele Schließzellen durch Welken zugrunde gehen können und dadurch die Transpirationsregelung abgeschwächt wird; was aber wesentlicher für uns zu sein scheint, ist die Tatsache, daß nach Iljin beim Welken ein Abbau der osmotischen Substanzen in den Schließzellen in solchem Maß erfolgt, daß sie auch, ehe sie absterben, für längere Zeit funktionsuntüchtig werden. Vielleicht ist gerade diese Erscheinung für den früher beschriebenen Transpirationsverlauf nach dem Wiedererwärmen mitbestimmend.

VII. Stufenversuche.

Wir kehren nun zur Ausgangsfrage zurück. Die in den vorigen Abschnitten niedergelegten Befunde sollen uns den Weg zur Beantwortung der Frage weisen: Wie sind Stufenversuche physiologisch exakt anzustellen?

Der Vergleich der Absorption bei bloß zwei Temperaturen, z. B. 20° und 0°, wird durch die Erscheinung der Temperaturnachwirkung nicht behindert, denn man kann ja den zeitlichen Verlauf der Absorption verfolgen und die Einstellung auf ein neues Gleichgewicht abwarten. Einfache Stufenversuche, wobei das Wurzelsystem z. B. von 20° nacheinander auf 15°, 10°, 5° und 0° abgekühlt wird, müssen dagegen keine eindeutigen Ergebnisse liefern, denn wie wir nun wissen, wird sich bei aufeinanderfolgenden Temperaturstufen jeweils die Temperaturnachwirkung der vorhergehenden Stufe mit dem tatsächlichen Temperatureinfluß kombinieren. Es wird sich daher empfehlen, für direkte Stufenversuche nach Möglichkeit Objekte auszuwählen, bei denen die Absorptionsangleichung bei niederer Temperatur rasch erfolgt oder die Nachwirkung überhaupt schwach bleibt.

Alle Objekte, für die das nicht zutrifft, sind besser auf folgende Art zu behandeln: Man kühlt die Wurzeln ab, führt wieder auf die Ausgangstemperatur zurück, wartet die Einstellung auf ein Gleichgewicht ab, kühlt dann auf die nächsttiefere Temperatur, führt zurück usw. Dehnt man diesen Versuch nur über einen Tag aus, so erweist sich nachteilig, daß die jeweiligen Temperaturstufen nur kurze Zeit beibehalten werden können. Ferner ist auch fraglich, ob

nicht vielleicht die Pflanzen durch so häufigen und raschen Wechsel der Temperatur »ermüden«, d. h. in ihrer Reaktionsfähigkeit irgendwie beeinflußt werden.

Es wurden daher viele meiner Versuche so angestellt, daß an aufeinanderfolgenden Tagen immer nur eine oder zwei Stufen (im letzten Fall mit Zwischenrückführung) untersucht wurden. Dabei kann allerdings zutreffen, daß 1. die Aufnahme bei Zimmertemperatur an den einzelnen Tagen verschieden groß ist, 2. auch die Hemmungsgröße für gleiche Temperaturabstufungen an verschiedenen Tagen verschieden ausfallen kann. Es ergeben sich somit viel mehr methodische Schwierigkeiten, als es zuerst schien. Es sind nun im folgenden einige Beispiele des Absorptionsverlaufes, wie sie mit den verschiedenen Methoden gewonnen wurden, herausgegriffen. Die angeführten Versuche sollen hier nur Typen veranschaulichen, denn die ausführliche Mitteilung und zumal die ökologische Auswertung meines ganzen Beobachtungsmaterials bleibt einer zweiten Arbeit vorbehalten.

Tabelle 18. **Phaseolus vulgaris** (Versuch 5, 6). 1. und 2. VI. 1933.

Wasserkulturen, im Glashaus herangezogen. Über Nacht in der Dunkelkammer.

Z.	WT.	Nr. 5	6	mittl. Hemmung	LT.	LF.
		in *mm*				
1. VI. 1h	**20°**	19·1	20·2	—	19·8°	47·5%
2h 30' Zwz.						
50	**10·2**	11·8 *w*[1]	10·8	—	19·8	45·5
Hemmung in % von Abs. 1		38·2%	41·3%	= **39·7%**	—	—
30' Zwz.						
1h	**4·6°**	7·2 *w*	10·2 *ws*	—	19·7	48·5
Hemmung in % von Abs. 1		62·2%	49·5%	= **55·8%**	—	—
2. VI. Pflanzen über Nacht in Dunkelkammer, wieder voll turgeszent.						
25'	**20·2°**	21·8	12·8	—	19·4°	48%
30' Zwz.						
30'	**4·9**	8·5	5·2	—	19	45
Hemmung in % von Abs. 1:		61%	59·4%	= **60·2%**	—	—
1h Zwz.						
35'	**0·7°**	6·1 *w*	2·0	—	19	44
Hemmung in % von Abs. 1		72%	83·6%	= **77·8%**	—	—

Wir ersehen aus der Tabelle, daß *Phaseolus* am ersten Tag, trotzdem sie durch die lange 10°-Behandlung intensiv welkte, bei $4^1/_2$° einen nahezu gleich hohen Wert der Hemmung ergibt, wie am folgenden Tag, an dem die Pflanzen kaum zu welken begannen. Für die graphische Darstellung der Fig. 5*a* wurde der 4·5°-Mittelwert des zweiten Tages gewählt, da er sich sicher nur als Temperatureinwirkung ohne -nachwirkung ergab.

---

[1] *w* = welk, *ws* = stark welk.

Tragen wir die Temperatur auf der Abszisse, die mittlere Absorption, beziehungsweise die mittlere Hemmung auf der Ordinate auf, so ergibt sich das Bild der folgenden Kurven. Kurve 1 (*Phaseolus* 5, 6) ist nahezu eine Gerade, was einer gleichmäßigen Absorptionsabnahme zwischen 20° und 0° entspricht. Gleiches ergibt sich auch für *Phaseolus* 14 und 15, wie aus Kurve 2 hervorgeht. Etwas abweichend davon liegen die Verhältnisse für *Phaseolus* 8, 9, 10 (Kurve 3), deren mittlere Absorptionshemmung bei 10°,

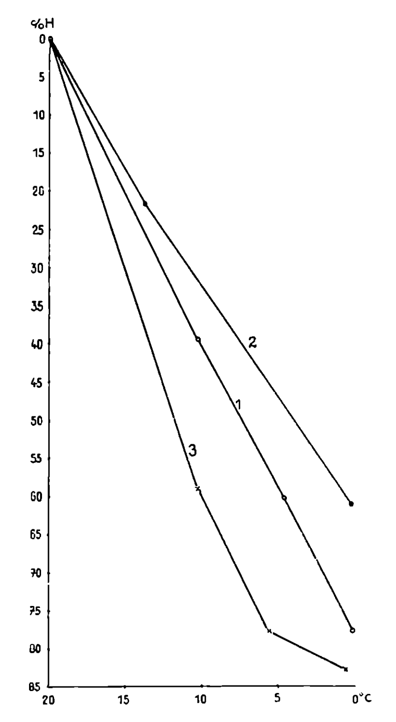


Fig. 5*a*. *Phaseolus vulgaris*.
Absorption bei abgestufter Temperatur. Kurve 1 = Vers. 5, 6; Kurve 2 = Versuch 14, 15; Kurve 3 = Vers. 8, 9, 10.

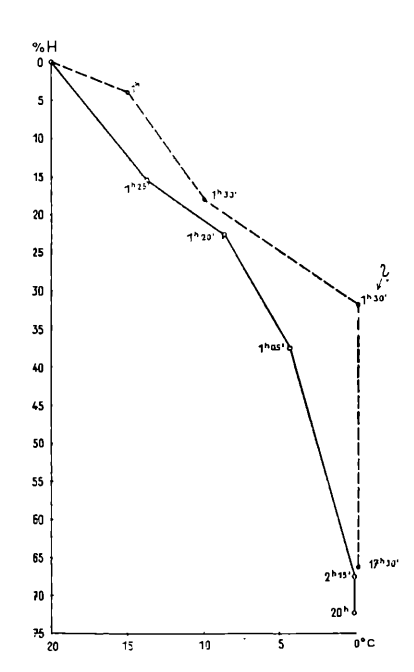


Fig. 5*b*. *Robinia pseudacacia*.
Absorption (——, Vers. 1 bis 5) und Transpiration (- - -, Vers. 7) bei abgestufter Temperatur.

beziehungsweise 5° schon sehr intensiv ist. Eine weitere Abkühlung müßte in diesem Fall bei gleichzeitiger Proportionalität von Absorption und Temperatureinschränkung zur Sistierung der ersteren führen. Dies ist aber nicht der Fall, sondern es wird vielmehr die mittlere Aufnahme bei 0° kaum stärker gehemmt als bei 5° Es scheint somit, als habe die Hemmung schon durch Abkühlung auf 5° ihr stärkstes Maß erreicht, es könne also durch die folgende Temperaturverminderung auf 0° keine weitere Steigerung des Filtrationswiderstandes erzielt werden. In der Kurve kommt dieses Verhalten als scharfer Knick zwischen 5° und 0° zum Ausdruck.

Diese durch direkte Abstufung gewonnenen Befunde werden durch eine Anzahl von Versuchen nach der zweiten Anordnung, wobei die Wurzeln jeweils auf die Ausgangstemperatur rückgeführt wurden, sichergestellt. Diese Versuchsreihen sind hier nicht wiedergegeben.

Anschließend sei *Robinia pseudacacia* angeführt. Die Daten für den Absorptionsverlauf wurden so gewonnen, daß an drei aufeinanderfolgenden Tagen die einzelnen Temperaturstufen mit Zwischenrückführung durchlaufen wurden. Die aus den Mittelwerten gewonnene Kurve (Fig. 5*b*) weist eine sehr große Ähnlichkeit mit den Kurven von *Phaseolus* auf. Das Wesentliche in diesen Fällen ist immer die der Temperaturänderung zwischen 20° und 0° mehr-minder proportionale Einschränkung der Absorption.

Die gestrichelte Linie der obigen Figur stellt die für gleiche Verhältnisse gewonnene Transpirationskurve dar.

Ich greife hier nochmals in Kürze auf das Verhältnis von Absorption und Transpiration zurück (vgl. p. 339). Die jedem Kurvenpunkt beigefügte Zeitangabe bedeutet die Versuchsdauer. (Absorption und Transpiration wurden annähernd gleich lang verfolgt.) Aus dem Auseinanderweichen der Kurven ist zu erkennen, daß die Hemmung der Absorption und der Transpiration für relativ kurze Versuchszeit (1 bis $1^1/_2$ Stunden) nicht gleich groß ist. Durchgehend erscheint die Transpirationshemmung später und bleibt anfangs niedriger als die Absorptionshemmung. Nach entsprechend langer Versuchsdauer erreichen aber beide oft recht ähnliche Größe. Für die kurze Versuchszeit ergibt sich also stets eine flachere Kurve der Transpiration als der Absorption; nach langer Abkühlung hingegen nähern sich die beiden Kurven einander sehr. Daraus geht, wie schon oben betont wurde, mit Klarheit hervor, daß die Einschränkung der Transpiration beim Abkühlen der Wurzeln erst später erfolgt als die der Absorption.

Im Gegensatz zu dem eben beschriebenen mehr-minder geradlinigen Abfall der Absorption zwischen 20° und 0° stehen die folgenden Ergebnisse von *Polygonum sachalinense, Buxus sempervirens, Alnus glutinosa* und *Pinus montana*.

Bei *Polygonum* bedingt eine Abkühlung auf 14°, ja selbst auf 10° nur eine unbedeutende oder überhaupt keine Hemmung. Erst die weitere Temperaturverminderung auf 5° und 0° führt zu einer starken Abnahme der Absorption. Diese fällt dann häufig ganz gleichmäßig ab oder sie ist einmal zwischen 10° und 5° stärker als zwischen 5° und 0°, das andere Mal umgekehrt zwischen 5° und 0° intensiver. Fig. 6*a* stellt die Verhältnisse für drei Reihen mit je vier, beziehungsweise fünf Pflanzen dar. Weitere Beispiele liefern die nächsten Kurven (Fig. 6*b*).

Überblicken wir nochmals die angeführten Beispiele, so können wir zwei typische Fälle der Absorption bei abgestufter Temperatur unterscheiden.

1. Der Abfall der Absorption zwischen 20° und 0° ist mehr-minder gleichmäßig steil.

2. Eine Abkühlung auf 15° oder 10° bewirkt noch keine Hemmung der Wasseraufnahme. Erst die Temperaturerniedrigung

auf 5° oder 0° führt zu einem rapiden Absinken. Dieses erfolgt dann meist recht gleichmäßig.

In diesem letzten Fall haben wir somit zum Teil übereinstimmende Ergebnisse mit Bode erhalten, der mit seiner ganz anderen Methode (vgl. p. 121) für dekapitierte *Helianthus*-Pflanzen mittels Wägung eine sprunghafte Absorptionsabnahme bei fallender Temperatur feststellte. Der steilste Abfall für *Helianthus* liegt zwischen 14° und 10° Daß Bode von 0° bis 10° keine wesentliche Änderung

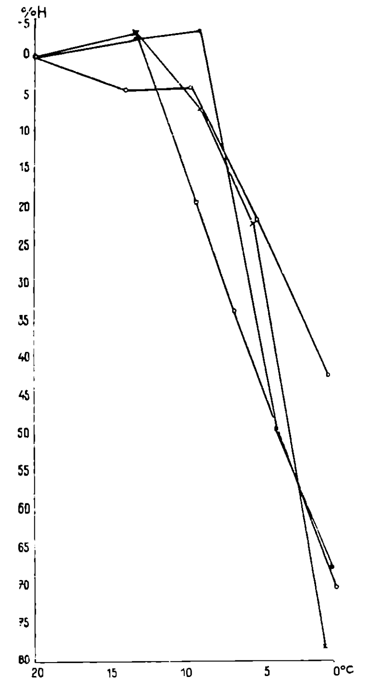


Fig. 6*a*. *Polygonum sachalinense*.
Absorption bei abgestufter Temperatur. o = Vers. 5 bis 8, ● = Vers. 13 bis 17, × = Vers. 1* bis 5*, □ = Vers. 7* bis 10*.

Buxus semp.
Pinus mont.
Alnus glut.

Fig. 6*b*.
Absorption bei abgestuften Temperaturen.

des Absorptionswertes erhält, ist wohl sicherlich nicht den natürlichen Verhältnissen entsprechend, sondern, wie ich aus meinen Beobachtungen schließen möchte, eine Folge seiner Versuchsanordnung. Wenn man nämlich abgekühlte Wurzeln nur um ein Geringes erwärmt, so bleibt die Absorption oft infolge der Temperaturnachwirkung ganz gleich tief. Stellen wir dagegen den Versuch so an, daß wir zu jeder Temperaturstufe von einer höheren Temperatur kommen, so erhalten wir die richtigen Werte. Bode hat nun zuerst abgekühlt und dann allmählich höher geführt. Die der 0°-Bestimmung folgenden Stufen dürften also noch stark von ersterer beeinflußt sein.

Es gibt zwischen den in meinen Kurven dargestellten Typen auch eine Reihe von Übergängen; d. h. die gleichen Objekte wiesen manchmal schon ab 20° Hemmungen auf, das andere Mal erst ab 14° oder 10° Ich kann den Autoren nicht folgen, welche annehmen, daß es bezüglich der Temperaturabhängigkeit der Absorption prinzipiell verschiedene Pflanzentypen gibt, von denen die einen Kältehemmung aufweisen, die anderen nicht. Ich glaube vielmehr schon jetzt schließen zu dürfen, daß sich die verschiedenen Fälle vor allem nur durch die Lage der oberen Hemmungsgrenze unterscheiden. Dabei bleibt zu untersuchen, ob bei Vertretern des Falles 1 (Fig. 5) bei Wassertemperaturen über 20° eine allmähliche Abflachung der Kurven eintritt, ob also eine Parallele zu den geknickten Kurven des Falles 2 (Fig. 6) besteht.

Für die physiologische und ökologische Auswertung der Ergebnisse wird nach unseren Befunden nicht so sehr die absolute Größe der Hemmung der Wasseraufnahme bei 0°, als vielmehr die Lage der oberen Grenze der Hemmung und der Knickpunkt der Kurven maßgebend sein.

Der ökologische Gesichtspunkt soll in meiner nächsten ausführlichen Mitteilung im Vordergrund stehen, für die die methodischen und physiologischen Voraussetzungen nunmehr geklärt sind.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

In der vorliegenden Arbeit wurde der Einfluß tiefer Wurzeltemperaturen auf die Wasseraufnahme ganzer Pflanzen untersucht.

1. Die Kältehemmung der Wasseraufnahme tritt beim Überführen der Wurzeln auf niedere Temperaturen nicht plötzlich ein, sondern die Absorption sinkt allmählich ab. Diese vordem unbekannte »Übergangsreaktion« wurde von Döring und mir unabhängig an verschiedenen Objekten beobachtet.

2. Die Einstellung der Absorption auf das Kältegleichgewicht erfolgt verschieden rasch: *Polygonum sachalinense* benötigt $1^1/_2$ bis 2 Stunden (vgl. Fig. 3), *Fraxinus* wies dagegen schon nach 15 bis 20 Minuten konstante Aufnahme auf.

3. Bei Rückführung der Wurzeln auf die Ausgangstemperatur stieg die Absorption wieder an. Doch war die Reversibilität der Aufnahme vielfach keine vollständige, sondern die Absorption blieb in der Wärme niedriger als vor dem Abkühlen. Diese Erscheinung, schon von Firbas und Grill festgestellt, ist nicht, wie Firbas annahm, eine Folge der langen Versuchszeit, sondern eine Nachwirkung der Kalttemperatur.

4. Bei der Überführung Kalt—Warm treten folgende Haupttypen des Absorptionsverlaufes auf: *a)* rasche Einstellung auf einen konstanten Wert; *b)* allmählicher Anstieg (analog der Überführungsreaktion Warm—Kalt), dann konstanter Verlauf; *c)* rasches Empor-

schnellen für kurze Zeit (als Folge des durch Unterbilanz eingetretenen Wasserdefizites), darauf Absinken auf einen konstanten Wert.

5. Vergleichende Messungen von Absorption und Transpiration zeigten, daß in der Kälte nach einiger Zeit oft auch die Transpiration absinkt, meist aber später als die Absorption. Die Kältehemmung der Wasseraufnahme sowie die gefundene »Übergangsreaktion« ist also noch nicht durch Verminderung des Transpirationsstromes bedingt. Die Ursache muß erhöhter Filtrationswiderstand der abgekühlten Wurzeln sein. Für die unvollständige Reversibilität der Aufnahme nach dem Wiedererwärmen kann dagegen, zumindest zum Teil, verminderte Transpiration maßgebend sein.

6. Die Wasserabsorption beim Abkühlen auf konstante Temperaturen von 15°, 10°, 5° konnte mit meiner Apparatur erstmalig exakt verfolgt werden. Auch hier findet sich die allmähliche Einstellung der Absorption. Diese Übergangsreaktion sowie die Nachwirkung niederer Temperaturen müssen beim Studium der Temperaturabhängigkeit der Wasseraufnahme berücksichtigt werden. Nur Gleichgewichtswerte sind brauchbar.

Exakte Temperaturkurven sind schwerer zu gewinnen, als es bisher schien. Es fanden sich für den Absorptionsverlauf zwischen 0° und 20° *a)* ein gleichmäßiges Anwachsen der Werte oder *b)* ein allmählicher Anstieg bis zu einer gewissen Temperatur (z. B. 10° oder 14°), dann ein flacher Verlauf. Die Lage dieser Knickpunkte ist für die Physiologie und Ökologie der Wasseraufnahme ebenso wichtig wie das einfache Zahlenverhältnis der Aufnahme bei 20° und 0°

Die Untersuchungen wurden in den Jahren 1933—1935 am Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien durchgeführt. Herrn Prof. Dr. F. C. von Faber sei für die Anregung der Arbeit, für seine Führung und das große Interesse, das er den Untersuchungen entgegenbrachte, der herzlichste Dank ausgesprochen. Auch Herrn Prof. Dr. K. Höfler, der mich mit Ratschlägen in tatkräftiger Weise bei der Durchführung der Arbeit unterstützte, bin ich zu wärmstem Dank verpflichtet.

Vorliegende Arbeit wurde durch das große Entgegenkommen der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft, die die Mittel zur Anschaffung der Kälteanlage zur Verfügung stellte, ermöglicht. Ihr sei hiefür der wärmste Dank ausgesprochen.

F. C. v. Faber, München.

Zitierte Literatur.

Bode H. R., Beiträge zur Dynamik der Wasserbewegung in den Gefäßpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1923, *62*, 92—127.

Brieger F., Untersuchungen über die Wasseraufnahme ganzer Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1928, *69*, 295—330.

Caldwell I. S., The relation of environmental conditions to the phenomen of permanent wilting in plants. 1913, Physiol. Res., *1*, 1—56.

Delf E. M., Studies of Protoplasmic Permeability by Measurement of Rate of Shrinkage of Turgid Tissues. Annals of Botany, 1916, *30*, 283—310.

Döring B., Die Temperaturabhängigkeit der Wasseraufnahme und ihre ökologische Bedeutung. Zeitschr. f. Bot., 1935, *28*, 305—383.

Eberdt O., Die Transpiration der Pflanze und ihre Abhängigkeit von äußeren Bedingungen, Marburg 1889.

Firbas F., Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1931, *74*, 457—696.

Gavriloff L., Influence de la température sur l'absorption de l'eau par les racines des plantes supérieures. Bull. jard. bot. Republ. Russe, 1924, *23*.

— Influence de la température sur l'asorption de l'eau par les racines des plantes supérieures. Ebenda, 1926, *25*.

Haan Iz. de, Protoplasmaquellung und Wasserpermeabilität. Rec. des trav. bot. neerland., 1933, *30*, 234—335.

Höhn K., Die Bedeutung der Wurzelhaare für die Wasseraufnahme der Pflanzen. Zeitschr. f. Bot., 1934, *27*, 529—564.

Huber B. und Höfler K., Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Jahrb. f. wiss. Bot., 1930, *73*, 351—511.

Iljin W., Über den Einfluß des Welkens der Pflanzen auf die Regulierung der Spaltöffnungen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1922, *61*, 670—697.

Kohl F. G., Die Transpiration der Pflanze. Leipzig 1886.

Kosaroff P., Einfluß verschiedener äußerer Faktoren auf die Wasseraufnahme. Diss., Leipzig 1897.

Krabbe G., Über den Einfluß der Temperatur auf die osmotischen Prozesse lebender Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1896, *29*, 441—498.

Montfort C., Die Wasserbilanz in Nährlösung, Salzlösung und Hochmoorwasser. Zeitschr. f. Bot., 1922, *14*, 97—172.

Renner O., Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung. Flora 1911, *103*, 171—247.

— Versuche zur Bestimmung des Filtrationswiderstandes der Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Bot., 1929, *52*, 805—838.

Rysselberghe F. v., Influence de la température sur la perméabilité du protoplasme vivant pour l'eau et les substances dissoutes. Bull. Cl. Science. Acad. Roy. Belgique, 1901, 173—221.

Sachs J., Das Erfrieren bei Temperaturen über 0°. Bot. Ztg., 1860, *18*, 123—126.

Stiles W. und Jörgensen J., Studies in Permeability. V. The Swelling of Plant Tissue in Water and its Relation to Temperature and various dissolved Substances. Annals of Botany, 1917, *31*, 415—434.

Stiles W., Permeabilität. London 1924.

Tumanow J. J., Ungenügende Wasserversorgung und das Welken der Pflanzen als Mittel zur Erhöhung ihrer Dürreresistenz. Planta, 1927, *3*, 391—480.

— Welken und Dürreresistenz. Arch. f. Landwsch., 1930, 389—419.

Vesque J., De l'influence de la température du sol sur l'absorption de l'eau par les racines. Ann. scienc. nat. 6. Sér. Botan., 1878, *6*, 169.